

DER „RIVALENGESANG“
BEI DER FELDHEUSCHRECKE
CHORTHIPPUS BRUNNEUS (THUNBERG)
(ORTHOPTERA, ACRIDIDAE)

Eine verhaltensphysiologische Untersuchung

von
Wolfgang Ellegast
aus Überlingen

1986 № 374

DER „RIVALENGESANG“
BEI DER FELDHEUSCHRECKE
CHORTHIPPUS BRUNNEUS (THUNBERG)
(ORTHOPTERA, ACRIDIDAE)

Eine verhaltensphysiologische Untersuchung

Den Naturwissenschaftlichen Fakultäten
der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen - Nürnberg

zur

Erlangung des Doktorgrades

vorgelegt von
Wolfgang Ellegast
aus Überlingen

Als Dissertation genehmigt von den Naturwissenschaftlichen
Fakultäten der Universität Erlangen-Nürnberg

Tag der mündlichen Prüfung:

26. September 1984

Vorsitzender der Promotionskommission: Professor Dr. K. Brodersen

Erstberichterstatte:

Professor Dr. O. v. Helversen

Zweitberichterstatte:

Professor Dr. G. Seitz

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
<u>Zusammenfassung</u>	III
A. <u>Einleitung</u>	1
B. <u>Methode</u>	4
I. Experimente mit Lautattrappen	4
1. Versuchsanordnung	4
2. Die Interface-Platine	6
3. Programme	9
II. Fehlerabschätzung	16
III. Herstellung eines künstlichen Weibchengesanges	20
IV. Auswertung von Tonbandaufnahmen	22
V. Verhaltensversuche mit freibeweglichen Tieren	22
VI. Statistik	22
VII. Versuchstiere	23
C. <u>Ergebnisse</u>	24
I. Die Gesänge bei Chorthippus brunneus	24
1. Die Gesangsformen	24
2. Der Gesangsaufbau	25
3. Folgerungen für die Analyse des Rivalisier-AAM	29
II. Zeitcharakteristik des spontanen Singverhaltens	32
1. Versdauer	32
2. Versabstand	33
3. Verszahl	37
4. Gesangspause	39
5. Spontane Singaktivität	41
III. Das Rivalisieren	44
1. Zeitcharakteristik des Rivalengesanges	44
1.1 Versdauer	44
1.2 Intervalle zwischen den Versen	45
1.3 Zeitlicher Verlauf innerhalb des Rivalengesanges	49

	Seite
C.III.2. Das Lautschema des Rivalisierens	50
2.1 Verwendete Meßgrößen	51
2.2 Variabilität des Rivalisierens bei konstantem Reiz	52
2.3 Innere Struktur des Verses	54
2.4 Versdauer	58
a) Antwortlatenz	60
b) Abhängigkeit des Reizdauer-Optimums von der Reizlatenz	60
c) Verschiebung der "langen Antwortlatenzen" bei Variation der Reizdauer	61
d) Triggerzeitpunkt für den Rivalisiersvers	63
2.5 Reizlatenz	64
3. Auswirkung des Rivalisierens auf die weitere Gesangsaktivität eines Männchens	67
IV. Zur Beziehung zwischen Spontangesang und Rivalengesang	71
V. Erkennung der Geschlechter	78
1. Einführung	78
2. Bedeutung der Lautstärke	80
3. Bedeutung der Anstiegsflanke	82
4. Bedeutung der Reizlatenz für das Erkennen des Weibchenverses	86
D. <u>Diskussion</u>	90
I. Zur Physiologie von Spontan- und Rivalengesang	90
1. Der Gesangsrhythmus im Rivalengesang	90
2. Zusammenhänge zwischen Spontan- und Rivalengesang	92
3. Funktionsschaltbild zum Spontansing- und Rivalisierverhalten	93
II. Das Problem der Geschlechtererkennung	102
1. Ursachen der Verwechslung	102
2. Eine Hypothese zur Entwicklung des "Rivalengesanges"	103
III. Zur biologischen Funktion des "Rivalen"- Gesanges bei Chortippus brunneus	105
1. Erkennungsgesang	105
2. Rivalengesang	106
3. Zur Frage der Chorbildung	108
4. Zur Frage der Dichteregulation	109
<u>Danksagung</u>	111
<u>Literaturverzeichnis</u>	112

Z U S A M M E N F A S S U N G

Im "Rivalengesang" der Feldheuschrecke Chorthippus brunneus lassen zwei Männchen ihre Verse in einem exakten Rhythmus alternieren (Abb. C2). Ein Einzelvers besteht dabei aus einer Abfolge von Lautpulsen (Abb. C1). Es wurde - mittels prozeß-rechnergesteuerter Attrappenversuche - untersucht, wie das Rivalisieren auszulösen ist, welche Regelmäßigkeiten im Rivalisierverhalten zu finden sind und welche Zusammenhänge mit dem Spontansingsystem bestehen.

1. Eine Lautattrappe aus amplitudenmoduliertem Rauschen löst nur dann die Rivalisierantworten eines Männchens aus, wenn Puls- und Pulspausendauer (Abb. C21 - C23), sowie die Versdauer (Abb. C25 - C27) bestimmte Werte annehmen. Das Männchen mißt dabei die absolute Versdauer, es zählt nicht die Puls-Pause-Wechsel im Verlauf eines Verses. Die optimale Versdauer löst die Rivalisierreaktion am häufigsten aus und ruft die schnellste Antwort, d.h. die kürzeste Antwortlatenz, hervor.

2. Die Auslösung des Rivalisierens ist an keinen bestimmten Reizrhythmus gebunden (Abb. C32 - C35). Ein Rivalisiervers ist gleichsam ein Alles-oder-Nichts-Ereignis: Wenn das Männchen überhaupt antwortet, dann mit einer bestimmten, relativ genau eingehaltenen Latenz (Abb. C18) von 80 bis 350 ms. Jeder Vers wirkt als Auslöser für die Antwort eines anderen Männchens. Da beide Männchen jeweils mit einer festen Latenz reagieren, kommt dadurch die geordnete Versfolge eines Rivalengesanges zustande. Der Rivalengesangsrhythmus wird also nicht durch einen inneren Oszillator bestimmt, sondern durch die präzise Reaktion der Männchen.

3. Der Bezugspunkt für die Antwort eines Männchens ist jeweils das Ende des auslösenden Verses (Abb. C31).

4. Im Verlauf eines Spontan- und Rivalengesanges nehmen die Abstände zwischen den Versen eines Männchens zu (Abb. C5, C19). Dies erfolgt um so schneller, je weniger Verse ein Gesang enthält und endet bei einem für alle Verszahlen ähnlich großen letzten Versabstand. Verszahl und Zunahme der Versabstände scheinen daher schon zu Beginn eines Gesanges festzustehen.

5. Die Ausführung eines Spontangesanges verringert zwar die Wahrscheinlichkeit für erneutes Spontansingen innerhalb der folgenden 30 Sekunden auf nahezu null (Abb. C11), beeinflusst aber nicht die Fähigkeit des Männchens, in der darauffolgenden Zeit zu rivalisieren (Abb. C37). Spontansingen und Rivalisieren verfügen demnach über eigene innere Bereitschaften (Abb. C36, C37).

6. Chorthippus brunneus wertet zur Geschlechtererkennung die Schallstärke, Flankensteilheit der Pulse und die Latenz eines Verses aus: Die Attrappe eines Weibchenverses wird nicht als solche erkannt, wenn sie mit typischer Rivalisierlatenz ertönt (Abb. C51). Der "Rivalengesang", bei welchem die Antwortverse in ein Zeitfenster fallen, das von Weibchenantworten freibleibt, ist somit in erster Linie ein Erkennungsgesang, durch welchen ein Männchen sein Geschlecht signalisiert.

A. Einleitung

Innerhalb der Insekten hat die akustische Kommunikation bei den Orthopteren die größte Bedeutung erlangt. Hier findet man Gruppen, die über eine ganze Reihe von Gesangsformen verfügen. Die ersten Beschreiber dieser Gesänge (u.a. FABER 1928, 1929) benannten die verschiedenen Lautäußerungen nach der biologischen Funktion, die sie aus dem Verhaltenszusammenhang zu erkennen glaubten: Spontangesang (auch Ruf-, Lock- oder gewöhnlicher Gesang genannt), Rivalengesang, Werbegesang, Störungs- und Anspringleute etc.

Die Funktion des artspezifischen Lockgesanges als wesentlicher Isolationsmechanismus ist für eine Anzahl von Arten aus beiden Unterordnungen der Orthoptera belegt (z.B. PERDECK (1957) für die Feldheuschrecken Chorthippus brunneus und Chorthippus biguttulus, REGEN (1914) und WALKER (1957) für einige Grillen, ZIPPELIUS (1949) für einige Laubheuschrecken). Die Weibchen sichern die artliche Trennung, indem sie nur auf arteigenen Gesang reagieren, die Weibchen vieler Feldheuschreckenarten beispielsweise dadurch, daß sie dann mit einem eigenen Gesang antworten.

Untersuchungen über die biologische Rolle des Rivalengesanges wurden hauptsächlich an Ensifera durchgeführt. Während die aggressiv-distanzierende Wirkung des Rivalengesanges bei territorialen Grillen und Laubheuschrecken mehrfach gezeigt wurde (u.a. ALEXANDER (1961), SPOONER (1968), MORRIS (1971)), basiert die Bezeichnung "Rivalengesänge" für bestimmte Lautäußerungen der nichtterritorialen Feldheuschrecken mehr auf einer gefühlsmäßigen Beurteilung. Wie stark die biologische Bedeutung dieser "Rivalengesänge" bei den Feldheuschrecken variiert, verdeutlichen die Extremfälle (z.B. JACOBS 1950): manche Arten erzeugen überhaupt keine Laute, denen man diese Bedeutung zuschreiben könnte (z.B. Gomphocerus rufus), bei anderen Arten überwiegt das Rivalensingen in der akustischen Gesamtaktivität, im Vergleich mit allen anderen Gesangsformen, wie z.B. bei Ch. brunneus.

Bei dieser Art singen zwei oder mehrere Männchen alternierend ihre Rivalenlaute in einem exakt eingehaltenen Rhyth-

mus, sodaß ein Wechselgesang entsteht, der sich durch seinen starren Ablauf deutlich von den Rivalengesängen anderer Feldheuschreckenarten abhebt. Dieser auffällige Gesangsrythmus regte zwar schon mehrere Arbeiten an (WEIH 1951, LOHER 1957, YOUNG 1971 u.a.), in Ermangelung geeigneter Technik blieben viele wesentliche Fragen jedoch offen.

Meine Untersuchungen hatten zum Ziel, Gesetzmäßigkeiten des Rivalensingens bei Ch. brunneus zu finden. Ich ging dabei nach folgenden Teilfragen vor:

- Wie muß der Gesang beschaffen sein, um die Rivalisierreaktion, den Antwortgesang, eines Männchens auszulösen, welches sind somit "Schlüsselreize" des Gesanges, die in das "Lautschema" des "Rivalisier-AAM" des Männchens passen und die Reaktion auslösen?
- Wie kommt der spezifische Rhythmus, den man beim Wechselsingen zweier rivalisierender Männchen vernimmt, zustande?
- Wie sind Rivalen- und Spontansingverhalten verknüpft?
Diese Frage ergibt sich aus der Ableitung des Rivalengesanges vom Spontangesang (JACOBS 1950).
- Wie unterscheidet das Männchen zwischen der rivalisierenden Antwort eines weiteren Männchens und dem Antwortgesang eines Weibchens? Bei Ch. brunneus ähneln sich diese zwei Antwortlaute so sehr, daß neben dem Lautschema des "Rivalisier-AAM" auch das Lautschema des Männchens für die Lautäußerungen des Weibchens, wenigstens in groben Zügen, untersucht werden mußte.

Um erkennen zu können, wovon das Rivalisierverhalten eines Männchens abhängt, war es notwendig, das Tier mit einem definierten "Rivalisierpartner" wechselsingen zu lassen. Daraus ergab sich die Methode: Ich ließ das Männchen mit einem Kunstreiz wechselsingen, dessen Parameter mit Hilfe eines Prozeßrechners vorgegeben wurden.

Während man in der Ethologie üblicherweise die Physiologie eines Verhaltens untersucht, dessen biologische Funktion bekannt ist, ging ich in meiner Arbeit in umgekehrter Weise vor. Ich untersuchte zunächst die Physiologie des Rivalensingens,

um anschließend auch über die vermutliche biologische Funktion dieses Verhaltens Aussagen machen zu können. Hierzu gab es schon einige, sich jedoch widersprechende Vermutungen. So gelangte WEIH (1951) durch Freilandbeobachtungen zu dem Schluß, der Rivalengesang bei Ch. brunneus habe "distanzierende Wirkung" auf männliche Artgenossen, YOUNG (1971) glaubte hingegen, mit Hilfe des Rivalisierens werde eine Rangordnung aufgebaut, die sich im Fortpflanzungserfolg einzelner Männchen niederschlage.

Die Darstellung der Ergebnisse zu den obengenannten Fragen ist in folgender Weise gegliedert:

- I. Beschreibung der Gesänge
- II. Untersuchung der Zeitcharakteristik des Spontangesanges
- III. Untersuchung des Rivalengesanges
- IV. Zusammenhänge zwischen Spontan- und Rivalensingen
- V. Untersuchung der Reaktion der Männchen auf Weibchenlaute.

B. Methode

I. Experimente mit Lautattrappen

I.1 Versuchsanordnung

Bereits eine Analyse der Gesänge verschiedener Feldheuschreckenarten (v. HELVERSEN 1972, SCHLEBBE 1973) hat gezeigt, daß die auslösenden Schlüsselreize - beispielsweise für das Rivalisierverhalten - vermutlich nicht im Frequenzbereich, sondern im Amplitudenmuster zu suchen sein dürften. Die zu wählende Methode sollte es daher ermöglichen, bei einem konstanten, mehr oder weniger weißen Rauschspektrum, durch Amplitudenmodulation einen Kunstreiz zu erzeugen, und darin möglichst alle in Betracht kommenden Zeitparameter zu variieren.

Eine Anlage, mit der die jeweils gewünschte Lautattrappe erzeugt und das akustische Verhalten des Versuchstieres abgehört werden kann, entwickelten bereits D. und O. v. HELVERSEN zusammen mit W. ZARNACK. Diese Versuchsanordnung baute ich nach. Abbildung B1 zeigt die wesentlichen Elemente.

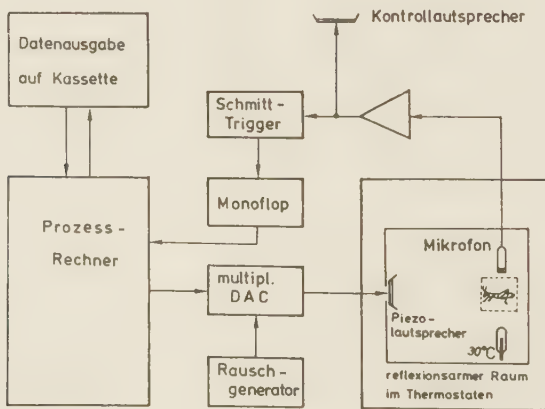


Abb. B1 Rechnergesteuerte Versuchsanlage für die Verhaltensexperimente. Einzelheiten siehe Text.

Der Grundgedanke meiner Experimente soll anhand dieser Abbildung erläutert werden. Ein Prozeßrechner (eine NOVA 4C von DATA GENERAL) gab an einen multiplizierenden Digital-Analog-Converter (DAC) einen digitalen Wert (10 bit) aus, der die Intensität des weißen Rauschens eines Rauschgenerators festlegte. Das Rauschen wurde verstärkt und über einen Piezolautsprecher in den Versuchsraum abgestrahlt. (Dieser war ein mit schallschluckenden Schaumstoffprismen ausgekleideter Thermostat, in welchem das brunneus-Männchen in einem 6 x 6 x 6 cm großen Gazekäfig saß.)

War ein solcher, aus einer Folge von Rauschblöcken aufbauter Reiz beendet, so registrierte der Rechner die Lautäußerungen des Tieres, welche hierzu von einem Elektret-Kondensator-Mikrofon (Typ MCE-101, Frequenzbereich 50 - 12 000 Hz) aufgenommen, danach verstärkt und gleichgerichtet, und mittels eines Schmitt-Triggers digitalisiert wurden. Auf den Schmitt-Trigger folgte ein retriggerbares Monoflop, welches ein Eingangssignal um eine bestimmte Verweilzeit (2 ms) verlängerte. ("Retriggerbar" heißt, daß während einer Verweilzeit eintreffende Eingangssignale die Verweilzeit des Ausgangszustandes jedesmal nachtriggern.) Das digitale Signal des Monoflops wurde dem Rechner zugeleitet und hier weiterverarbeitet.

Nach jeder Antwort des Versuchstieres wurden Kennnummer und Zeitpunkt des dargebotenen Reizes sowie die Zeitwerte von Anfang und Ende der Tierantwort gespeichert (fünf Speicherworte). Bei hoher Gesangsaktivität des Tieres kann eine mittlere Antwortzahl von 20 Versen pro Minute (entsprechend 100 Speicherworten pro Minute) angenommen werden. Da bei solcher Datenrate der verfügbare Speicher des Rechners mit 17 k Worten in knapp drei Stunden überlaufen würde, wurden die Meßdaten auf einer Kassette zwischengespeichert (DATAPAD - Kassettenrekorder von der Firma WENGER, Schweiz), später mit einem vom Experiment unabhängigen Rechner ausgewertet und auf Magnetplatte (bzw. endgültig auf Magnetband) abgespeichert.

Zur Messung von Frequenzspektrum des Rauschens und Schallstärke der Lautattrappen wurde an die Stelle des Versuchstieres ein Kondensatormikrofon gesetzt (von der Firma BRUEL & KJAER, 1/2"-Mikrofon Typ 4133; passend zum Schallpegelmesser

Typ 2209). Der Abstand zwischen Mikrofon und Lautsprecher betrug 15 cm. Der Frequenzgang des über den Piezolautsprecher (Typ PH 10, Firma VISATON) abgestrahlten Rauschens (Rauschgenerator Typ NOIZEG von der Firma MICRONETICS) war, im für die Heuschrecken wichtigen Bereich, fast geradlinig: zwischen 2 und 42 kHz schwankte der Schalldruckpegel um ± 3 db.

Alle Experimente im Thermostaten wurden bei einer Temperatur von $30^\circ \pm 1^\circ \text{ C}$ durchgeführt.

1.2 Die Interface-Platine

Als Bindeglied zwischen Prozeßrechner und DAC-Einheit diente eine Interface-Platine, welche die Zeitpunkte von Anfang und Ende eines Gesanges messen und - zur Reizgabe - eine Serie von Amplitudenwerten jeweils für eine Zeit Δt an den DAC ausgeben konnte.

Abb. B2 zeigt den Aufbau der Platine.

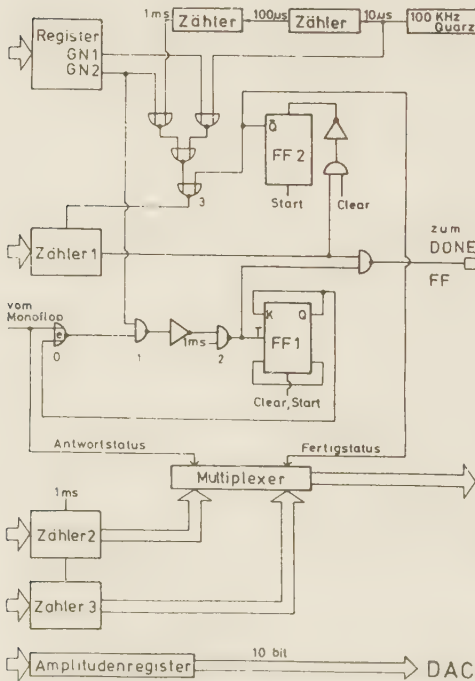


Abb. B2 Logik der Interface-Platine für die Verhaltensexperimente. Erläuterung siehe Text.

Die Platine (ein "General Purpose Interface Board" von DATA GENERAL) wurde hierzu mit zwei Uhren bestückt. Als solche dienten Zähler, die von einem platineneigenen 100 kHz-Quarz getrieben wurden. Eine der beiden Uhren bestand aus zwei hintereinandergeschalteten 16-bit-Zählern (Zähler 2 und 3). Die Zähler konnten gesetzt werden (mittels 16-bit-Datenbus vom Prozeßrechner <Breitpfeile in Abb. B2>), z.B. auf das derzeitige Datum (umgewandelt in binäre Zahlen) und wurden nun weiter hochgezählt - im Takt von einer Millisekunde (diese Periode wurde durch Untersetzung des 10 µs-Quarz-Taktes gewonnen). Diese zwei Zähler wurden jedesmal abgelesen, wenn ein wichtiges Ereignis registriert worden war, z.B. der Beginn oder das Ende eines Gesanges. Neben dieser fortlaufenden Uhr gab es eine zweite: ein weiterer 16-bit-Zähler, der nun aber nicht hoch, sondern heruntergezählt und damit als Stoppuhr benutzt wurde. Eingestellt auf einen bestimmten Wert, lieferte dieser Zähler ein Ausgangssignal, wenn er den Wert null erreicht hatte (Zähler 1).

Der Zeitbereich der Stoppuhr (Zähler 1) wurde für eine der beiden Grundfunktionen der Platine: Hören oder Reizen, jeweils vorgewählt. Dies geschah durch einen "Subdevicecode", der als Zustandskombination eines Registers (GN1, GN2) auf der Platine vorlag. Die Verwendung eines Subdevicecodes ermöglichte es, dieselben Bausteine für verschiedene Aufgaben zu verwenden. Dies soll für die beiden Grundfunktionen der Platine näher erläutert werden.

"Hören"

Für die Funktion "Hören" setzte der Rechner den Subdevicecode GN2 auf 1, mit der Folge, daß nur der 1 ms-Takt den Zähler 1 erreichte und die vom Antwort-Monoflop (siehe Abb. B1) eintreffenden Signale das Gatter 1 passieren konnten. Da nur Anfang und Ende der vom Antwort-Monoflop gemeldeten Schallereignisse interessierten, wurden sie einem Flipflop (FF1) zugeleitet, welches nur bei Signaländerung eine Meldung an den Rechner abgab (über die DONE-Leitung, siehe unten). Diese Signaldifferenzierung wurde folgendermaßen erreicht: Zu Beginn einer Hörphase waren K und Q in FF1 auf 1 gesetzt. Solange das Antwort-Monoflop auf 0 blieb, lag auch der Ausgang

von Gatter 0 (Exklusiv -Oder) auf 0. Traf eine Antwort vom Monoflop ein (jetzt auf 1), so lag auch der Ausgang von Gatter 0 auf 1, an Gatter 2 lag ebenfalls 1 an, was beim nächsten 1 ms-Takt zu einem DONE-Signal an den Rechner führte. Gleichzeitig warf die abfallende Flanke des DONE-auslösenden Taktimpulses K und Q in FF1 auf 0. Ausgang Gatter 0 und Eingang Gatter 2 wurden ebenfalls 0 - es kam nun kein Takt mehr durch. Erst bei Antwort-Ende (Monoflop wieder 0) konnte der nächste Takt Gatter 2 passieren. In Gatter 2 wurden Signalanfang und -ende mit dem 1 ms-Takt synchronisiert: nur für die Pulsbreite von 10 μ s war das Gatter durchlässig. Dies bewirkte, daß nicht weitere DONE-Signale entstanden, auch wenn das FF1 noch nicht gesperrt hatte.

Eine DONE-Meldung ist die schnellste Möglichkeit, dem Rechner eine Änderung auf dem Interface anzuzeigen, da der Rechner - mit eigens dafür vorgesehenen Programmbefehlen - dauernd den Zustand eines auf der Platine befindlichen "DONE-Flipflops" abfragen kann. Da über diesen schnellen Meldeweg verschiedene Ereignisse signalisiert wurden (Antwortbeginn, Antwortende, Zähler 1 abgelaufen), mußten diese mittels weiterer Abfragen unterschieden werden. Zu diesem Zweck wurde das Ablaufen der Stoppuhr (Zähler 1) mittels eines "Fertigstatus"-Flipflops (FF2) festgehalten. Mit dem Vorwählen von Zähler 1 wurde der Ausgang $\bar{Q}$ von FF2 auf 1 gesetzt: Gatter 3 war jetzt passierbar. War die Stoppuhr auf 0 heruntergezählt, so wurde zum einen ein DONE-Signal ausgelöst und gleichzeitig wurde $\bar{Q}$ in FF2 auf 0 gesetzt. Gatter 3 sperrte den Takt (die zweite Funktion von FF2) und der "Fertigstatus" $\bar{Q}$ konnte vom Rechner abgefragt werden. Zur Klassifizierung einer DONE-Meldung wurde außerdem der "Antwortstatus" (Zustand des Antwort-Monoflops) überprüft.

Reizen

Ein Reiz bestand aus einer Abfolge von Rauschblöcken, die durch Pausen getrennt waren. Die Amplitude eines Rauschblockes wurde vom Rechner als 10-bit-Zahl an ein Amplitudenregister gelegt (Abb. B2). Die Ausgänge dieses Registers waren mit den Eingängen des DAC verbunden (Abb. B1). Der Ausgang des multi-

plizierenden DAC gab ein weißes Rauschen ab, dessen Schallstärke dem digital angelegten Wert entsprach. Da mit 10 bit 1024 Werte einstellbar sind, konnten ebensoviele Schallpegel erzeugt werden.

Die Dauer eines Rauschblockes - ebenso die der nachfolgenden Pause - wurde mittels der Stoppuhr (Zähler 1) bestimmt. Der Rechner legte die abzumessende Zeit als 16-bit-Wort an den Zähler an, der dann von diesem Wert auf 0 heruntergezählt wurde. Da bei der Reizausgabe kürzere Dauern abzumessen waren als im Hörzustand, wurde Zähler 1 mit dem 10 μ s-Takt heruntergezählt. Hierzu wurde im Subdevicecode-Register GN1 auf 1 und GN2 auf 0 gesetzt.

I.3 Programme

Der Grundgedanke bei der Untersuchung des Wechselsingens zweier Männchen war es, eines der Tiere durch einen künstlichen Rivalisierpartner zu ersetzen, was die Möglichkeit bot, alle interessierenden Zeitparameter eines Reizes vorzugeben. Zur Darbietung einer definierten Lautattrappe kam als zweite Aufgabe die Registrierung des akustischen Verhaltens des Versuchstieres hinzu.

Anhand einer Aufstellung aller Möglichkeiten, welche ein geeignetes Programmsystem enthalten sollte, führe ich die im folgenden verwendeten Begriffe ein:

- Anfang und Ende einer Tierantwort werden festgestellt, als Differenz wird die Antwortdauer gespeichert.
- Vom Ende einer Tierantwort bis zum Beginn eines vom Rechner dargebotenen Reizes wird eine bestimmte Zeit abgemessen, die Reizlatenz.
- Der Reiz hat eine festgelegte Gesamtdauer, die Reizdauer.
- Das Ende eines Reizes und der folgende Anfang einer Tierantwort werden festgestellt, als Differenz wird die Antwortlatenz des Tieres gespeichert.
- Die Anzahl der Reizdarbietungen wird festgelegt.

- Das Tier kann den Versuchsablauf steuern. Es erfolgt nur dann ein Wechselgesang mit dem Rechner, wenn das Tier spontan zu singen beginnt. Das Tier wird dadurch nicht durch einen äußeren Rhythmus unter zufälligen inneren Bedingungen mit einem Reiz konfrontiert, sondern nur bei ähnlichen inneren Zuständen. Immer wenn das Tier in der Stimmung ist, spontan zu singen, wird ein Reiztyp getestet.
- Der Rechner kann beliebig lange still bleiben und so das spontane akustische Verhalten des Versuchstieres registrieren.
- Schallpegel und Amplitudenmuster, Reizdauer und Reizlatenz werden für jeden "Reiztyp" einzeln festgelegt.
- Im Verlauf eines Experimentes können beliebig viele Reiztypen nacheinander dargeboten werden.

Die Vielzahl der Fragen erforderte unterschiedliche Rechnerreaktionen und führte zu einer ganzen Serie von Programmen. Anhand eines häufig benutzten Typs bespreche ich die wesentlichen Elemente der Programme. Alle weiteren Experimentabläufe erforderten nur kleine Veränderungen des dargestellten Programmes. Die Spezifikationen des verwendeten Programmes werden den dazugehörigen Ergebnissen jeweils vorangestellt.

In dem am häufigsten verwendeten Experimenttyp (Programm WOLHAUPT 1) löste das Versuchstier den Ablauf aus: Es erfolgte nur dann ein Wechselgesang des Tieres mit dem Rechner, wenn das Männchen spontan zu singen begann. Abb. B3 zeigt diesen Ablauf schematisch. Auf jede Lautäußerung des Tieres folgte genau ein Reiz.



Abb. B3 Schema des Programmablaufes (WOLHAUPT 1). Der Rechner blieb solange still, bis das Männchen zu singen begann. Dann antwortete der Rechner nach einer bestimmten Pause mit einem Reiz und wartete dann wieder auf den Vers des Männchens.

Abb. B4 Vereinfachtes Flußdiagramm des (FORTRAN-) Hauptprogrammes WOLHAUPT 1. Erläuterungen siehe Text.

IV Anzahl vorgespielter Verse
IWVS Maximale Verszahl
NA Antwortzahl
IR Reiznummer
^ Logisches Und
TW1 Wartezeit vor Antwort
KHZ Maximale Anzahl der HORCH-Durchgänge

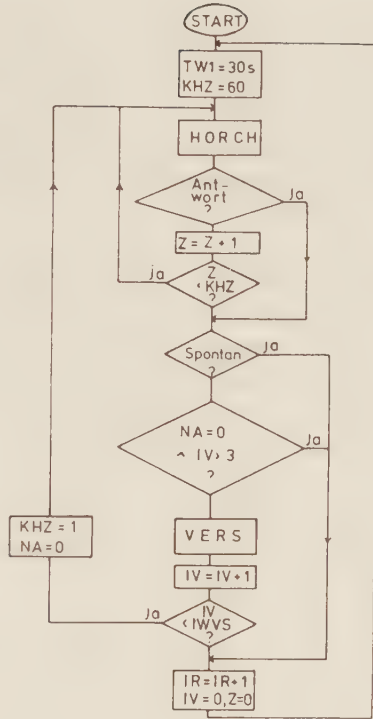


Abb. B4 enthält das vereinfachte Flußdiagramm des (FORTRAN-) Hauptprogrammes WOLHAUPT 1. Es begann mit einer Hörphase (Assembler-Unterprogramm HORCH, siehe unten), die 30 Sekunden lang dauern konnte; danach wurde das UP HORCH verlassen und abgefragt, ob eine Antwort festgestellt worden war. War dies nicht der Fall, so ging der Rechner erneut in die Hörphase. Dies konnte sich bis zu 60 mal wiederholen (KHZ = maximale Anzahl der HORCH-Durchgänge), d.h. der Rechner wartete dann 30 Minuten lang; war danach immer noch kein Antwortereignis festgestellt, so fuhr der Rechner in gleicher Weise fort wie im Falle einer registrierten Antwort: er fragte ab, ob nur das Spontanverhalten registriert werden sollte (dies geschah mit Hilfe einer bestimmten Reiznummer, bei der das Tier ungestört singen konnte); war dies der Fall, so wurde die Reizdarbietung umgangen, der Rechner sprang zum nächsten Reiztyp und ging erneut in den Wartezustand. Sollte der Rechner dem Tier jedoch antworten, so wurde als nächstes abgefragt, ob

die Zahl registrierter Antworten null war und gleichzeitig schon drei Verse dargeboten worden waren. Diese Abfrage begrenzte die Zahl der vorgespielten Verse auf drei, falls das Tier überhaupt nicht antwortete, und sie beendete einen Wechselgesang, wenn in der letzten HORCH-Phase keine Antwort registriert und schon drei Verse dargeboten worden waren.

Lag eine Antwort vor oder waren noch keine drei Verse vorgespielt worden, so wurde genau ein Reizvers ausgegeben (Assembler UP VERS, siehe unten). Die bei einem Reiztyp dargebotenen Verse wurden gezählt und die aktuelle Verszahl wurde mit dem festgesetzten Versmaximum verglichen; war es erreicht, d.h. war die maximale Versanzahl schon vorgespielt worden, so sprang das Programm nun zum nächsten Reiztyp, d.h. wartete wieder bis zu 30 Minuten lang in der Hörphase; waren jedoch weniger Verse vorgespielt worden, so wurde KHZ auf 1 gesetzt, d.h. der Rechner wartete jetzt maximal 30 Sekunden in der Hörphase.

Normalfall: Innerhalb von weniger als 30 Minuten begann das Männchen spontan zu singen; sobald die Antwort erkannt war, wartete der Rechner noch eine Zeit Δt ab (= TW2; mit dieser Variablen wurde die Reizlatenz festgelegt), verließ dann das UP HORCH und spielte einen Reiz vor. Danach sprang er sofort wieder in das UP HORCH zurück und wartete auf die nächste Antwort; war diese erfolgt, so wiederholte sich der Zyklus. Da IWVS, die maximale Verszahl, sehr hoch angesetzt war und bei diesem Experimenttyp nie erreicht wurde, antwortete der Rechner auf jede Lautäußerung des Tieres mit einem Vers. Normalerweise brach ein Wechselgesang dadurch ab, daß nach einem Reizvers keine Antwort innerhalb von 30 Sekunden erfolgte. Der Rechner ging dann zum nächsten Reiztyp über, d.h. wartete wieder bis zu 30 Minuten lang im UP HORCH. Bei diesem Experimenttyp "sang" immer der Rechner als letzter in einem Wechselgesang.

Das Assembler-UP HORCH (Flußdiagramm: Abb. B5) fragte das DONE-Flipflop der Interface-Platine ab und registrierte die Zeitpunkte der Änderungen am Antwort-Monoflop. Aufgrund der berechneten Ereignisdauern unterschied es zwischen Antworten und Störungen.

und wenn der Speicher des Rechners nicht voll war, wurde der Zeitpunkt des Ereignisbeginns in Z1 gespeichert (A21), Flg0 wurde -1 gesetzt (= Ereignisbeginn wurde festgestellt). Der Rechner wartete auf das nächste DONE-Signal (A).

Wenn das erste Schallereignis zu Ende war, so las der Rechner wieder die Zeit (ZT), der Antwortstatus war 0 (B); es wurde nun gefragt, ob ein Ereignisbeginn festgestellt worden war (Flg0), wenn ja, wurde der Zeitpunkt ZT als Z2T gespeichert, die Differenz der Zeitpunkte und damit die Dauer des Schallereignisses wurde berechnet. Die Ereignisdauer DZTL wurde mit TS verglichen. TS war die maximal zulässige Stördauer (auf 70 ms festgesetzt). War $DZTL < TS$, so wurde dies als Störung oder als Beginn einer Antwort gewertet (festgehalten als Flg1 = -1), war $DZTL \geq TS$, so wurde das Schallereignis als Antwort klassifiziert (B22). An Uhr 1 wurde nun TW2 angelegt, die Wartezeit nach einer Antwort, der Rechner wartete erneut (A). War TW2 abgelaufen (Status = 2), so fragte der Rechner ab, ob noch ein Antwortbeginn (Flg0) gemeldet war (E). Normalerweise war dies nicht der Fall; es folgte die Abfrage nach einer Störung (Flg1) und wenn keine Störung (F2) gemeldet war, wurde überprüft, ob überhaupt eine Antwort vorgelegen hatte (NB); wenn ja (F2S), so wurde der Antwortzähler erhöht, DZTL (= Ereignisdauer und jetzt auch Antwortdauer) und DZT (= Z1 - Z2, Zeit zwischen HORCH-Beginn und Ereignisbeginn, im weiteren als Antwortlatenz bezeichnet) wurden in den Hauptspeicher übergeben (F3), ebenso wie die Anzahl der Antworten (NA) und der Störungen (NST). Der Rechner sprang dann in das Hauptprogramm zurück und spielte im Normalfall einen Reiz vor.

Der eben beschriebene HORCH-Durchgang ist idealisiert, denn häufig trat folgender Fall ein: das erste Schallereignis war beendet, seine Dauer DZTL wurde mit TS verglichen und als für eine Antwort zu kurz erkannt; Flg1 wurde -1 gesetzt, der Rechner wartete bei A, ohne daß die Uhr 1 neu gesetzt wurde. Traf nun ein weiteres DONE-Signal ein, so wurde erneut die Zeit ZT gespeichert und festgestellt, daß ein Anfang vorlag und zwar nicht der erste (NB = 0; A1). Daraufhin wurde die verstrichene Zeit seit dem letzten Ereignisende berechnet ($DI = ZT - Z2T$). Die Pause zwischen den zwei Ereignissen wurde anschließend mit dem vorgegebenen Wert TU verglichen.

Da ein Heuschreckengesang kein homogenes Schallereignis, sondern eine Abfolge einzelner Pulse ist, mußte bei jeder registrierten Pause entschieden werden, ob sie zwischen zwei Pulsen, also innerhalb einer Antwort, oder außerhalb eines Schallereignisses lag. Mit TU wurde nun die maximal zulässige Pause innerhalb einer Antwort festgelegt: war eine Pause $> TU$, so galt das vorhergehende Schallereignis entweder als Störung oder als abgeschlossene Antwort; war die Pause $\leq TU$, so wurde sie durch das Programm gewissermaßen "überhört". TU hatte in den Experimenten einen Wert von 30 ms (Pulspausen im Gesang von Ch. brunneus können im Einzelfall bis zu 20 ms dauern).

Erwies sich $DI \leq TU$; d.h. als höchstens gleichgroß wie die maximal zulässige Pulspause, so wurde der neue Ereignisbeginn nicht gespeichert (A22), Flg0 für Ereignisbeginn wurde -1 gesetzt und der Rechner wartete erneut. War DI jedoch $> TU$ (A11), so gab es zwei Möglichkeiten:

1. Wenn eine Störung vorlag (Störflagge Flg1 = -1), so wurde der Störzähler NST erhöht (A21), der neue Ereignisbeginn gespeichert ($Z1 = ZT$) und die Störung damit "vergessen". Der Rechner ging wieder in den Wartezustand.
2. Wenn, wie im Normalfall, keine Störung vorlag (A12), d.h. das schon registrierte Schallereignis eine Antwort ($> TS$) gewesen war, so wurden nun deren Daten abgespeichert: die Pause vor der Antwort ($DZT = Z1 - Z2$, Antwortlatenz) und die Antwortdauer ($DZTL = Z2T - Z1$). Das Ende der Antwort, $Z2T$, wurde in $Z2$ gespeichert, der Antwortzähler NA erhöht, der Füllungszustand des Speichers wurde abgefragt (A23) und der neue Ereignisbeginn gespeichert (A21, $Z1 = ZT$), bevor der Wartezustand wieder eingenommen wurde.

Ein wichtiger Seitenweg sei noch erwähnt: sang das Tier schon vor Beginn der Hörphase und war deshalb das erste registrierte DONE-Signal ein Ereignis-Ende (B), so wurde zwischen diesem Zeitpunkt und dem HORCH-Beginn die Differenz gebildet ($DZTL$); da sie auf jeden Fall $< TS$ war, ging der Rechner über den Störungsweg (Flg1 = -1) in den Wartezustand über (A); da beim darauffolgenden Ereignisbeginn $NB = -1$ war, wurde das davorgelegene Ereignisstück "vergessen", d.h. als Pause gewertet. Man konnte somit an extrem kurzen "Antwortlatenzen" (1 - 2 ms) erkennen, ob das Tier schon zum Zeit-

punkt des HORCH-Beginns gesungen hatte.

Das Assembler-UP VERS gab paarweise einen Amplitudenwert (an das Amplitudenregister) und die zugehörige Zeit (an Zähler 1) auf die Interface-Platine aus; sobald die Stoppuhr abgelaufen war, wurde das nächste Amplitude/Zeit-Paar angelegt. Für jeden Reiztyp wurden auf diese Weise Dauer (in 10 μ s - Einheiten) und Schallpegel der Rauschblöcke (im weiteren Pulsdauer genannt), die Dauer der Pausen zwischen ihnen (Pulspausen genannt) und die Anzahl der Rauschblöcke (Gesamtdauer eines Reizes) festgelegt.

II. Fehlerabschätzung

Für mehrere Männchen maß ich die Schallstärke des Spontangeses bzw. des Rivalengesanges, wobei das Meßmikrofon (siehe BI.1) etwa 10 cm vom Tier entfernt stand. Es ergaben sich Schallstärken von maximal 53 db SPL für den Spontangesang und 56 db SPL für den Rivalengesang. Während der Rechnerexperimente betrug der Abstand des Versuchstieres vom Mikrofon maximal 7 cm, d.h. die oben angegebenen Werte können als Anhaltspunkte für die während der Experimente von der Heuschrecke erzeugten Schallstärken dienen. Die Empfindlichkeit der Übertragungskette: Mikrofon - Verstärker - Schmitt-Trigger wurde nun so eingestellt, daß der Schmitt-Trigger bei einem Schallpegel von 45 db SPL vom Zustand 0 in den Zustand 1 überging. Der Rechner maß somit die Zeitintervalle zwischen den Punkten, die die 45 db-Schwelle erreichten. Mit welchen Fehlern bei diesen Meßwerten zu rechnen ist soll im einzelnen betrachtet werden.

1. Meßfehler bezogen auf die 45 db-Schwelle

a) Antwortlatenz

Als Antwortlatenz wurde die Zeit zwischen dem Beginn der Hörphase und dem Erreichen der 45 db-Schwelle durch die darauffolgende Antwort gemessen.

- Beginn der Antwortlatenz: Die Zeit, welche verging, bis der Rechner nach einem Reizende vom UP VERS über das HP in das

UP HORCH gelangte und hier die Werte der Zähler 2 und 3 ablas, betrug weniger als eine Millisekunde. Um diesen Betrag, also $< 1 \text{ ms}$, war der Meßwert gegenüber dem tatsächlichen Wert verringert.

- Ende der Antwortlatenz: Infolge des Taktes (siehe BI.2 "Hören"), mit welchem der Zustand des Monoflops abgefragt wurde, konnte der gemessene Wert um höchstens 1 ms zu groß sein. Lag nämlich der Zeitpunkt des Monoflop-Überganges zwischen zwei Abfragen, so wurde erst mit dem folgenden Takt (nach maximal 1 ms) die Uhr abgelesen.

Der Meßwert wird somit durch die verstrichene Zeit bis zum Ablesen der Uhr bei Hörbeginn um höchstens 1 ms verringert. Meßwertvergrößernd hingegen wirkt sich der Abfragetakt aus, und auch diese Abweichung beträgt höchstens 1 ms . Insgesamt kann der Meßwert demnach um weniger als 1 ms zu groß oder zu klein sein.

b) Antwortdauer

Als Antwortdauer wurde die Zeit gemessen, die zwischen dem ersten und letzten Passieren der 45 db -Schwelle - im Verlauf einer Tierantwort - verstrich. Auf den Beginn der Antwortdauer konnte sich der Abfragetakt um höchstens 1 ms auswirken, auf das Ende der Antwortdauer um maximal 1 ms verlängernd.

Auch die Verweilzeit des Antwortmonoflops vergrößerte den Meßwert. Um sicherzustellen, daß auch solche kurzdauernden Schallereignisse registriert wurden, die zwischen zwei Abfragetakten auftraten, wurde die Verweilzeit des retriggerbaren Monoflops auf 2 ms eingestellt. Um diese Zeit wurde somit jede Antwortdauer verlängert. Insgesamt sind die Meßwerte gegenüber den 45 db -Punkten um maximal 3 ms , mindestens aber um 1 ms zu groß. Zu kleine Meßwerte traten nie auf.

c) Reizlatenz

Als Reizlatenz wurde ein Intervall abgemessen zwischen dem Ende einer Tierantwort, d.h. dem letzten Passieren der 45 db -Schwelle, und dem Beginn des folgenden Reizverses.

- Beginn der Reizlatenz: Verweilzeit des Monoflops (2 ms) und Abfragetakt schieben den Meßzeitpunkt für das Antwortende um mindestens 2 ms und maximal 3 ms hinaus. Um diese Zeit verzögert sich somit der Meßbeginn für die Reizlatenz, d.h. diese wird um 2 - 3 ms vergrößert.
- Ende der Reizlatenz: Nachdem die Reizlatenz abgelaufen war, mußte das Programm vom UP HORCH über das HP in das UP VERS springen und den Reiz ausgeben. Für diese Programmschritte benötigte der Rechner weniger als 1 ms. Um diese Zeit wurde die Reizlatenz hierdurch vergrößert.

Die abgemessenen Reizlatenzen sind folglich um 3 - 4 ms größer als die vom Programm ausgegebenen Werte.

Bezogen auf die 45 db-Schwelle können somit folgende Abweichungen (x) auftreten:

Antwortlatenz	$-1 \text{ ms} < x < +1 \text{ ms}$
Antwortdauer	$+1 \text{ ms} \leq x \leq +3 \text{ ms}$
Reizlatenz	$+3 \text{ ms} \leq x \leq +4 \text{ ms}$

Da die Werte der verschiedenen Intervalle von der 45 db-Schwelle abhängen, muß abgeschätzt werden, wie sich die so gemessenen Ereignisdauern von der Dauer der zugehörigen Singbeinbewegung unterscheiden. Die Differenz ergibt sich daraus, daß ein Puls sowohl eine bestimmte Anstiegszeit bis zur 45 db-Schwelle benötigt, als auch eine bestimmte Abfalldauer, oder möglicherweise die 45 db-Schwelle gar nicht erreicht. Da sich bei den verschiedenen Gesangstypen (in Kapitel CI genauer beschrieben) Unterschiede ergeben, müssen sie gesondert betrachtet werden.

2. Abweichung zwischen der Dauer der Singbeinbewegung und den 45 db-Meßwerten

a) Rivalengesang: Im Regelfall erreicht schon der erste Puls die 45 db-Schwelle und zwar innerhalb weniger Millisekunden. Schätzungsweise kann eine Verzögerung gegenüber der Beinbewegung von höchstens 2 ms auftreten, der gleiche Wert kann für die Abfalldauer des letzten Pulses angenommen werden. Es erreichen alle Pulse die 45 db-Schwelle.

b) Spontangesang: Hier ist es denkbar, daß der erste Puls eines Verses die 45 db-Schwelle nicht erreicht. In diesem Fall ist eine gemessene Antwortlatenz zusätzlich um (Puls + Pause)-Dauer, d.h. etwa 12 ms, vergrößert, die gemessene Antwortdauer entsprechend vermindert. Auch wenn der erste Puls die Schwelle erreicht, so doch erst mit einer Verspätung von schätzungsweise 2 - 3 ms gegenüber der Beinbewegung, und um eine ebenso lange Zeit dauert die Beinbewegung noch an, nachdem der letzte Puls unterschwellig geworden ist.

c) Werbegesang: Infolge der verminderten Schallstärke können hier durchaus mehrere Pulse "überhört" werden, sodaß die gemessene Antwortlatenz um einige 10 ms zu groß, die Antwortdauer entsprechend zu klein sein kann. Auch wenn kein Puls überhört wird, so bleibt der Meßwert für die Antwortdauer - infolge der flachen Pulsflanken - immer zu kurz verglichen mit der Beinbewegung; Antwortlatenz und Reizlatenz werden mit entsprechend vergrößerten Werten gemessen. Anstiegs- und Abfalldauer eines Pulses können schätzungsweise bis zu 5 ms betragen.

3. Gesamtfehler

Die möglichen Abweichungen der Meßwerte bei Verwendung der 45 db SPL - Schwelle von der jeweils entsprechenden Beinbewegungsdauer ergeben sich als Summe der Fehler aus 1 und 2 .

z = Abweichung der (bei 45 db SPL) gemessenen Intervalldauer von der zugehörigen Beinbewegungs- bzw. Ruhedauer.

	Antwortlatenz	Antwortdauer	Reizlatenz
Spontangesang	$2 \text{ ms} \leq z \leq 16 \text{ ms}$	$-17 \text{ ms} \leq z \leq -3 \text{ ms}$	$0 \text{ ms} \leq z \leq 1 \text{ ms}$
Rivalengesang	$1 \text{ ms} \leq z \leq 3 \text{ ms}$	$-3 \text{ ms} \leq z \leq -1 \text{ ms}$	$1 \text{ ms} \leq z \leq 2 \text{ ms}$
Werbegesang	$4 \text{ ms} \leq z \leq 41 \text{ ms}$	$-40 \text{ ms} \leq z \leq -7 \text{ ms}$	$-20 \text{ ms} \leq z \leq -2 \text{ ms}$

III. Herstellung eines künstlichen Weibchengesanges

Während für die Lautattrappen zur Untersuchung des Rivalensingens, also des Wechselsingens zweier Männchen, nur rechteckige Rauschblöcke verwendet wurden, erwiesen sich diese zur Nachahmung des Weibchen-Gesanges als ungeeignet. Hierzu mußten Pulse erzeugt werden, bei welchen die Flanken der Einhüllenden allmählich anstiegen und abfielen.

Für symmetrisch verlaufende Pulseinhüllende gibt es zwei einfache Formen: die beiden Flanken können direkt aufeinanderfolgen oder sie können getrennt sein durch ein eingefügtes Mittenplateau. Im letzten Fall kann durch entsprechende Verkürzung der Plateaudauer eine längere Flankenanstiegsdauer ausgeglichen und damit die Gesamtdauer eines Pulses konstant gehalten werden. Solange man jedoch die Hörschwelle eines Versuchstieres nicht kennt, läßt sich in keinem der beiden Fälle die vom Tier tatsächlich wahrgenommene Pulsdauer angeben. Mit der Flankensteilheit wird auch sie immer verändert. Zum Aufbau eines Weibchenverses entschied ich mich für die Verwendung symmetrischer Pulse ohne Mittenplateau (Abb. B6).

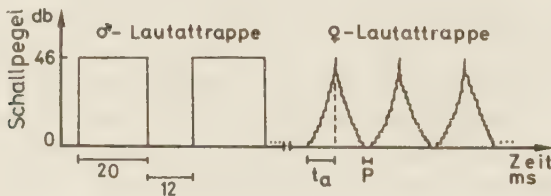


Abb. B6 Einhüllende von Pulsen typischer Männchen- und Weibchenlautattrappen; t_a Anstiegszeit; P Pulspause

Anstieg und Abfall eines Pulses der Weibchenlautattrappen wurden in je 40 Schritte gleicher Breite unterteilt. Für eine Anstiegszeit t_a von 8 ms ergab sich so beispielsweise eine Schrittbreite von $8/40 \text{ ms} = 200 \text{ } \mu\text{s}$. Für diese Zeit wurde der Wert für den Schallpegel A1 an den DAC ausgegeben: war die Stoppuhr (Zähler 1) abgelaufen, so folgte der Wert für den nächsten Pegel. Die Zeit für den Wechsel des Schallpegels lag im Bereich weniger μs und störte nicht, da die einzelnen Stufen bei der Abstrahlung durch den Lautsprecher - infolge seiner

Trägheit - abgeschliffen wurden.

Während bei den Versuchen zum Rivalisierverhalten ein Schallpegel von 64 db SPL verwendet wurde, mußte für die Versuche mit Weibchenlautattrappen die maximale Schallstärke vermindert werden. Sie betrug nun 46 db SPL.

Die vom Rechner an den DAC ausgegebenen Werte für die Schallpegelstufen wurden folgendermaßen berechnet: Der Schallpegel in db ist definiert als $a \cdot db = 20 \lg \frac{p_1}{p_2}$, wobei p_1, p_2 Schalldrücke und $p_2 = 2 \cdot 10^{-5} \text{ N/m}^2$ sind² (für db SPL). Umformung ergibt:

$$\frac{a \cdot db}{20} = \lg \frac{p_1}{p_2} \implies 10^{\frac{adb}{20}} = \frac{p_1}{p_2}$$

Es soll nach 40 Schritten der Schallpegel 46 db SPL erreicht sein. Für das Verhältnis der Schalldrücke zweier aufeinander folgender Stufen ergibt sich somit

$$\frac{p_1}{p_2} = 10^{\frac{46}{20 \cdot 40}} \quad \text{oder für } 10^{\frac{46}{20 \cdot 40}} = A \implies p_1 = A \cdot p_2$$

Für den Fall A^{40} ergibt sich der Pegel 46 db SPL. Ein bestimmter Schallpegel wurde dadurch erzeugt, daß an einen DAC der entsprechende Zahlenwert binär angelegt wurde. Der DAC war für die Weibchenlautattrappen so eingestellt, daß er bei einem angelegten Wert von 999 den Pegel 46 db SPL erzeugte. Der maximale Pegel wurde zur Normierung der Stufen A bis A^{40} auf die DAC - Werteskala von 0 bis 999 benutzt: $C = \frac{999}{A^{40}}$
Mit der Konstanten C wurde jeder Faktor A bis A^{40} multipliziert, das Produkt an den DAC angelegt.

Die Flankensteilheit wurde variiert mittels der Anstiegszeit t_a , die verging, bis 46 db SPL erreicht waren. Für alle Weibchenlautattrappen blieben die Gesamtdauer eines Reizverses (400 ms) und die Pausen zwischen zwei Pulsen ($P = 2 \text{ ms}$) konstant.

IV. Auswertung von Tonbandaufnahmen

Spontan- und Wechselgesänge, die von freibeweglichen Tieren geäußert wurden, nahm ich mit einem UHER 4200 Report Stereo - Tonbandgerät auf. Es wurden die gleichen Elektret-Kondensator-Mikrofone verwendet wie im Thermostaten (Typ MCE 101, Frequenzbereich 50 - 12000 Hz). Die Aufnahmen wurden in einem Raum hergestellt, der mit reflexionsmindernden Schaumstoffprismen ausgekleidet war. Nach Filterung mit einem Hochpass ($f_g = 1 \text{ kHz}$) wurden die Tonbandaufnahmen mittels eines Tintenschreibers (Oscillomink von der Firma SIEMENS) aufgezeichnet. Diese Tonbilder wurden dann von Hand ausgemessen.

V. Verhaltensversuche mit freibeweglichen Tieren

Ebenfalls in dem echoarmen Schallraum führte ich Verhaltensversuche durch, bei welchen sich das Versuchstier frei bewegen konnte. Von einem RACAL - Bandgerät wurden verschiedene natürliche Gesänge vorgespielt. Je nach Fragestellung wurde ein festmontierter Piezolautsprecher benutzt (Typ PH 8, Frequenzbereich 4 - 30 kHz) oder ein kleiner dynamischer Lautsprecher, der, an einem Bügel befestigt, schnell an die gewünschte Position relativ zum freibeweglichen Tier gebracht werden konnte. Zwischen Bandgerät und Lautsprecher war ein regelbarer Verstärker eingeschaltet, der eine rasche Feineinstellung der Schallstärke ermöglichte.

VI. Statistik

Für statistische Berechnungen verwende ich im folgenden:

- a) Produkt-Moment-Korrelation; der Korrelationskoeffizient r gibt den Grad der Abhängigkeit zweier normalverteilter Merkmale voneinander an. Er liegt zwischen -1 und +1; er wird 0, wenn keinerlei Abhängigkeit der betrachteten Merkmale vorliegt.

$$r = \frac{N \sum xy - \sum x \sum y}{\sqrt{[N \sum x^2 - (\sum x)^2][N \sum y^2 - (\sum y)^2]}}$$

x Merkmal 1, y zugehöriges Merkmal 2, N Anzahl der Wertepaare x, y

- b) t-Test (R.A. FISHER) für den Korrelationskoeffizienten r , gibt die Vertrauenswürdigkeit von r an.

$$t = \frac{r}{\sqrt{1-r^2}} \cdot \sqrt{N-2}$$

- c) Serielle Korrelation; der serielle Korrelationskoeffizient k -ter Ordnung ($r(k)$) gibt an, wie verschieden die aufeinanderfolgenden Werte eines Merkmales sind. Wenn $x_1, x_2, \dots, x_n$ die aufeinanderfolgenden Verszahlen von n Spontangesängen sind, so ist $r(k) = 1$, wenn x_i und x_{i+k} gleichgroß sind. Je stärker sie sich unterscheiden, desto kleiner wird $r(k)$.

$$r(k) = \frac{\sum_{i=1}^{n-k} x_i x_{i+k} - \sum_{i=1}^{n-k} x_i \sum_{i=k+1}^n x_i / (n-k)}{\sqrt{\left[\sum_{i=1}^{n-k} x_i^2 - \left(\sum_{i=1}^{n-k} x_i \right)^2 / (n-k) \right] \left[\sum_{i=k+1}^n x_i^2 - \left(\sum_{i=k+1}^n x_i \right)^2 / (n-k) \right]}}$$

d) Fehler des Mittelwerts = $\frac{s}{\sqrt{N}}$

s Standardabweichung; N Stichprobengröße

VII. Versuchstiere

Die Mehrzahl der Versuchstiere fing ich in der Umgebung Erlangens auf für Ch. brunneus typischen steinigen Trockenwiesen am Rande des "Europakanals", einige Männchen stammten von einer Waldlichtung bei Ansbach sowie vom Schauinsland bei Freiburg. Die virginellen Weibchen wurden schon im subadulten Zustand gefangen und von den Männchen isoliert gehalten. Wie alle Versuchstiere wurden sie in ihrem Käfig stundenweise mit weißem Glühbirnenlicht bestrahlt, was eine Temperatur von etwa 25° C erzeugte. Gefüttert wurden die Heuschrecken vorwiegend mit Dactylis glomerata. Die Versuchstiere wurden mit Filzstiften individuell an Thorax, Flügeln oder Hinterbeinen markiert.

C. Ergebnisse

I. Die Gesänge bei Ch. brunneus

Bevor die verschiedenen Gesangstypen bei Ch. brunneus genauer untersucht werden, soll eine vergleichende Übersicht ihre wesentlichen Gemeinsamkeiten und Unterschiede verdeutlichen und dadurch Hinweise für das weitere Vorgehen liefern.

I.1 Die Gesangsformen

Frühere Untersucher benannten die verschiedenen Heuschreckengesänge nach dem Verhaltenszusammenhang in welchem sie auftraten. Bei Ch. brunneus wurden als wichtigste Formen unterschieden:

a) Spontangesang

Ein Spontangesang (gewöhnlicher Gesang, Ruf-, Lockgesang) wird von einem allein singenden Männchen in Fortpflanzungstimmung geäußert mit dem Ziel, paarungsbereite Weibchen derselben Art zum Antworten zu bewegen (JACOBS 1949). Ein brunneus-Männchen tastet sein Areal akustisch ab, indem es nach einem oder mehreren Gesängen fortspringt oder wegläuft, um an anderer Stelle erneut zu singen. Antwortet dem Spontansänger ein zweites Männchen, so kann sich ein Wechselgesang entwickeln.

b) Rivalengesang

Befinden sich zwei oder mehrere brunneus-Männchen nahe beisammen, so kann man den charakteristischen Rivalengesang hören. Hierbei singt ein Männchen im Wechsel mit den Lautäußerungen eines oder mehrerer anderer Männchen und hält dabei einen außerordentlich konstanten, schnellen Singrhythmus ein. Meist endet ein Rivalengesang damit, daß mindestens eines der Männchen wegspringt. Im Freiland kann man infolge der Dichte vieler brunneus-Populationen oft weit mehr Rivalengesänge als Spontangesänge hören.

WEIH (1951) hat außerdem noch ein Wechselsingen mit langsamem Rhythmus beschrieben, welches er "alternierendes Respondieren" nannte. Dies kann man in der Tat auch häufig beobachten, wenn sich die Männchen in größerer Entfernung vonein-

ander befinden. Wie später noch ausführlich zu begründen ist, besteht die Vermutung, daß es sich bei diesem "Respondieren" jedoch um eine bestimmte Form des Werbegesanges (Pars fortior, s.u.) handelt.

c) Werbegesang

Wird der Spontangesang eines Männchens von einem Weibchen beantwortet, so geht das Männchen zum Werbegesang über. Es lassen sich hier zwei Formen unterscheiden (FABER 1953): eine lautere Stufe "Pars fortior" (sie tritt vermutlich auch als "Respondieren" auf) und eine sich anschließende leisere "Pars mitior".

I.2 Der Gesangsaufbau

Alle beschriebenen Gesangstypen bestehen aus gleichartigen Lauteinheiten, den Versen. Sie kommen folgendermaßen zustande:

Stridulationsbewegung und Verstruktur

Die Grundbausteine eines Verses sind die Pulse. Sie entstehen, indem bei jeder Aufwärts- oder Abwärtsbewegung der Hinterbeine die aus Schrillzäpfchen gebildete "Feile" des Hinter-schenkels über die Schrillader des Vorderflügels (FABER 1929) streicht, wobei jedesmal ein 2 - 10 ms dauernder Laut, ein Puls, entsteht. Jedes Schrillzäpfchen erzeugt beim Anreißer der Vorderflügelkante einen Impuls, eine stark gedämpfte Schwingung, die als feine Nadel im Oszillogramm zu erkennen ist (Abb. C1). Unter dem Oszillogramm eines Verses von einem bestimmten Gesangstyp sind in Abb. C1 jeweils die zugehörigen Singbeinbewegungen (L=linkes R=rechtes Singbein) aufgezeichnet. Sie wurden mit Hilfe einer elektronischen Kamera registriert (v.HELVERSEN & ELSNER 1977). Wie die Abbildung zeigt, sind die Pulse durch 5 - 8 ms dauernde Pausen voneinander getrennt. Der Vers des Spontangesanges zeigt, wie diese "Pulspausen" erhalten bleiben, obwohl sich die beiden Singbeine phasenverschoben bewegen: befindet sich ein Bein zwischen einer Auf- und Abwärtsbewegung an einem der Umkehrpunkte, so erzeugt es keinen Laut. Streicht - wegen der Phasenverschiebung - das zweite Singbein gerade über den Vorderflügel, so unterbricht es diese Bewegung und verharrt in gleicher Höhe, bis das erste Bein mit der Gebewegung beginnt. Auf diese Weise bleiben die elementaren

Pulse einzeln erhalten, im Gegensatz zu nahe verwandten Arten (z.B. Ch. biguttatus), bei welchen die Pulspausen durch die Phasenverschiebung der Beinbewegungen verwischt werden, sodaß längerdauernde Schallblöcke entstehen.

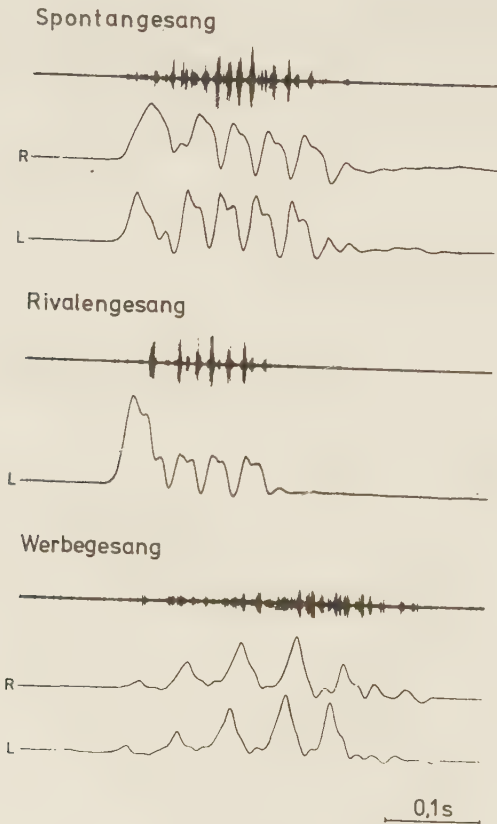


Abb. C1 Stridulationsbewegung der Singbeine bei verschiedenen Gesangstypen der brunneus-Männchen. Mit Hilfe einer elektronischen Kamera lassen sich die Beinbewegungen beim Gesang registrieren (L=linkes Hinterbein, R=rechtes Hinterbein). Pulse entstehen bei Auf- oder Abwärtsbewegungen der Beine. Die Haltestufen in einem Abstrich fallen immer zusammen mit einem Umkehrpunkt des anderen Singbeines. Die jeweils oberste Spur zeigt das erzeugte Schallereignis als Oszillogramm.

Wie JACOBS (1950) beschrieben hat, kann auch bei Ch. brunneus der Vers im Rivalen- und Werbegesang vom Spon-

tangesangsvers abgeleitet werden. In allen drei Gesangsformen folgen 4 - 6 Auf- und Abstriche schnell hintereinander. Der Bewegungsablauf hierbei unterscheidet sich jedoch für jede der Gesangsformen in charakteristischer Weise:

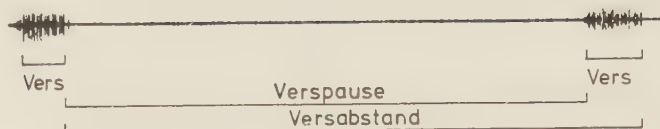
- a) Im Spontangesang werden die Auf- und Abstriche mit annähernd gleichbleibender Bewegungsamplitude ausgeführt; häufig erreicht erst der zweite, dritte oder vierte Puls die maximale Schallintensität.
- b) Der Rivalengesang setzt hingegen mit einer sehr großen Bewegungsamplitude ein und erreicht schon mit dem ersten Puls annähernd das Maximum der Schallstärke des ganzen Verses. Die folgenden Bewegungen sind kleiner, erzeugen jedoch gleiche Schallstärken.
- c) Im Werbe gesang steigt die Bewegungsgröße von Puls zu Puls sanft an und produziert erst gegen Ende des Verses die höchste Schallintensität.

Ebenfalls verschieden sind - wenn auch nur geringfügig - Puls- und Pausendauer der verschiedenen Gesangstypen. In jeder Gesangsform schwanken sie annähernd normalverteilt um je einen Mittelwert. Die Mittelwerte der drei Gesangstypen unterscheiden sich nur wenig voneinander (SCHLEBBE 1973).

Die Summe aus Puls- und Pausendauern ergibt als weiteren Zeitparameter die Gesamtdauer eines Verses. Sie variierte bei verschiedenen Männchen zwischen 60 und 400 ms, wobei jedes Männchen im Rivalengesang die kürzesten, im Werbe gesang die längsten Versdauern sang. Innerhalb eines Gesangstyps variierte die Versdauer eines Männchens nur wenig (siehe CII.1), die Werte der verschiedenen Gesangsformen können sich im Einzelfall jedoch überschneiden.

Das Intervall zwischen den Versen ist bei den einzelnen Gesangsformen sehr verschieden und daher geeignet, als unterscheidendes Merkmal zwischen ihnen zu dienen. Typische Versfolgen der drei Gesangsformen zeigt Abb. C2. Anhand der Oszillogramme werden auch die verwendeten Intervallbezeichnungen erläutert.

Spontangesang



Rivalengesang



Werbegesang

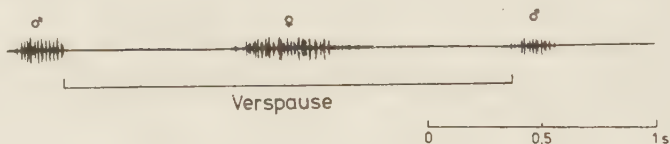


Abb. C2 Gesangsformen bei *Ch. brunneus*.
 Spontangesang: nur zwei von sieben Versen des Spontangesanges sind abgebildet; ein Versabstand umfaßt die Verspause und den folgenden Vers.
 Rivalengesang: zwei Männchen singen alternierend; die Verspause bezieht sich auf die Lautäußerungen nur eines Männchens.
 Werbegesang: es sind nur drei Verse aus einer längeren Versfolge abgebildet.

a) Spontangesang

Ein spontan singendes Männchen reiht 3 - 17 Verse aneinander, wobei die Pausen von Vers zu Vers größer werden: sie steigen im Laufe einer Versfolge von 1,5 bis etwa 4 Sekunden an. In Abb. C2 sind nur zwei von sieben Versen einer Sequenz aufgenommen. Die Zeit zwischen Versende und darauffolgendem Versbeginn bezeichne ich als Verspause.

b) Rivalengesang

Das Oszillogramm des Rivalengesanges in Abb. C2 zeigt eine typische Rivalisierungssequenz zweier *brunneus*-Männchen. Sie kann zwischen zwei und zwanzig Verse umfassen. Die Zeit zwischen dem Ende eines Verses von Männchen 1 und dem Beginn eines Verses von Männchen 2 bezeichne ich als Antwortlatenz von Männ-

chen 2. Dieses Maß gibt immer das Intervall zur Lautäußerung eines zweiten Tieres an. Die Antwortlatenzen der brunneus-Männchen liegen im Bereich von 80 - 350 ms und führen zu einer beträchtlich kürzeren Verspause als im Spontangesang (Abb. C2 oben und Mitte).

c) Werbebesang

Von allen Gesangsformen ist der Werbebesang am variabelsten. So kann ein Männchen zwischen zwei und zwanzig Verse in einem Gesang hervorbringen. Die Schallstärke einzelner Verse variiert dabei zwischen der Schallintensität von Spontanversen (Pars fortior, FABER 1953) und derjenigen typischer Werbeverse, die erheblich leiser sind ("verminderter Gesang", JACOBS 1950, "Pars mitior", FABER 1953). Die Antwortlatenz des Männchens (zum Weibchengesang) hängt auch von seiner Bewegungsaktivität ab: Im Gegensatz zu Spontan- und Rivalengesang - hier bleibt das Männchen immer sitzen bevor es singt - reagiert das Männchen bei einem Werbebesangsvers zusätzlich phonotaktisch. Nach jeder Antwort des Weibchens dreht das Männchen erregt in Richtung Schallquelle und läuft meist einige Schritte, bevor es wieder singt. Diese Ortsreaktion hat zur Folge, daß der Antwortgesang des Männchens nach einer viel längeren und variableren Zeit erfolgt, als im Rivalengesang. Gegenüber dem Spontangesang ist die Verspause im Werbebesang verkürzt (Abb. C2 unten).

Mit Hilfe der Verspause lassen sich die drei Gesangsformen somit unterscheiden: die längste Verspause wird im Spontangesang eingehalten, die kürzeste im Rivalengesang. Dazwischen liegen die Verspausen des Werbebesanges. Sie sind im Mittel kürzer als diejenigen des Spontangesanges, die beiden Verteilungen überschneiden sich jedoch. Genaueres in Kapitel CV.

I.3 Folgerungen für die Analyse des Rivalisier-AAM

Die erste Untersuchung der Gesänge galt auch der Frage nach den Schlüsselreizen, die sie enthalten. Läßt sich aus der Gesangsanalyse erschließen, welche Parameter grundsätzlich als Informationsträger in Frage kommen und welche nicht? Dabei

ist zu unterscheiden zwischen solchen Parametern, die aus physikalischen Gründen notwendig ein Signal aufbauen und als "Übertragendes Mittel" die eigentliche Information transportieren, und jenen Parametern, die die auslösende Information enthalten, die als "Schlüsselreize" in das Filter eines angebotenen auslösenden Mechanismus (AAM) passen (v. HELVERSEN 1979). Die Variabilität eines Parameters zeigt, welcher der beiden Gruppen er zuzuordnen ist, denn ein auf den Empfänger-AAM angepaßtes Gesangsmerkmal sollte inter- und intraindividuell nur wenig variieren (v. HELVERSEN 1972).

Frequenzspektrum

Das Fourierspektrum eines Lautimpulses (der bei jedem Anreißen des Vorderflügels durch ein Schrillzäpfchen entsteht) im Gesang von Ch. brunneus reicht von 3 - 30 kHz (DUMORTIER in BUSNEL, 1963). Die aufeinanderfolgenden Lautimpulse können sich zu einem dichten Rauschen im gleichen Frequenzbereich überlagern. LOHER (1957) hat gezeigt, daß sich bei Ch. brunneus die Frequenzspektren aufeinanderfolgender Verse selbst innerhalb eines Spontangesanges unterscheiden. Zwischen den Männchen ist die Variabilität noch größer. Andererseits überlappen sich die Spektren nahe verwandter, sympatrisch lebender Arten, sodaß die Frequenzspektren wohl kaum zur Arterkennung ausgenutzt werden. Das Rauschspektrum ist daher Überträger der Energie, enthält selbst jedoch keine Information. Die Lautattrappen stellte ich deshalb aus "weißem Rauschen" her, das alle Frequenzen enthielt, welche im Gesang der Heuschrecke vorkommen.

Schallintensität

Ebenso wie die Frequenzzusammensetzung gehört auch die Schallstärke zu denjenigen Parametern, die zwar notwendig in einem bestimmten Bereich liegen müssen, um die Empfängerstruktur anregen zu können, deren genauer Wert jedoch keinen Signalcharakter hat. Dies ergibt sich aus der zwangsläufigen Schallstärke-Variabilität, die eine Folge wechselnder Entfernung von Sender zu Empfänger sowie unterschiedlich stark

dämpfender Vegetation ist. Die Schallintensität wurde in allen Rivalisierexperimenten konstant bei 64 db SPL gehalten.

Zeitparameter

Alle übrigen Parameter beschreiben den Verlauf des Intensitätsmusters in größeren Zeiteinheiten. Der erste von ihnen gibt an, in welcher Zeit die maximale Schallamplitude erreicht wird, wie steil also die Pulsflanken verlaufen. Wie BUSNEL & LOHER (1961) gezeigt haben, antwortet ein brunneus-Männchen auf akustische Reize umso besser, je steiler die Reizintensität ansteigt oder abfällt. Für die Rivalisierexperimente verwendete ich deshalb nur Rechteckpulse (in Kapitel CV.3 Näheres zur Flankensteilheit).

Die Dauer dieser Pulse sowie der Pausen zwischen ihnen, also das Amplitudenmuster eines Verses (kurz "Versstruktur" genannt), die Dauer des Verses bei vorgegebener Versstruktur und die Pause zwischen zwei Versen sind die weiteren Zeitparameter im brunneus-Gesang. Die Bedeutung dieser Parameter für das Verhalten von Ch. brunneus wurde teilweise schon untersucht (u.a. WEIH 1951, LOHER 1957), wobei es allerdings mit den damals verfügbaren Methoden nicht gelang, die entscheidenden Parameter unabhängig zu verändern. Mit der beschriebenen Methode war dies möglich. Die Ergebnisse finden sich im Abschnitt CIII.2.

Bevor die Reaktion der Männchen auf Lautattrappen untersucht wird, bespreche ich zunächst das spontane Singverhalten.

II. Zeitcharakteristik des spontanen Singverhaltens

Singt ein brunneus-Männchen unbeeinflusst von optischen, akustischen oder mechanischen Reizen, so läßt es von seinen verschiedenen Möglichkeiten der Lautäußerung nur den Spontangesang hören. Alle übrigen Gesänge bedürfen eines Anstoßes von außen, z.B. durch einen Artgenossen oder durch eine Störung. Bei der Untersuchung des akustischen Spontanverhaltens standen zwei Aspekte im Vordergrund:

1. Lassen sich Regelmäßigkeiten im zeitlichen Ablauf einer spontanen Versfolge auffinden? Diese Frage ist von Bedeutung für den Zusammenhang von Spontansing- und Rivalisierverhalten.
2. Wie häufig singt ein Männchen spontan? Die Beantwortung dieser Frage ist die Voraussetzung dafür, den Einfluß des Rivalisierens auf die Gesangsaktivität eines Männchens er- messen zu können.

Wie in Kapitel CI beschrieben, reiht ein spontan singendes brunneus-Männchen eine Folge von 3 - 17 Versen aneinander und läßt erst nach einer längeren Gesangspause (siehe unten) eine weitere Verfolge hören. Für die Beantwortung der o.g. Fragen sind vier Größen von Bedeutung, welche den zeitlichen Verlauf des spontanen Singverhaltens beschreiben: Versdauer, Versabstand bzw. Verspause, Verszahl und Gesangspause. Diese vier Größen wurden auf folgende Weise gemessen:

Der Rechner war nur auf "Hören" programmiert. Er registrierte alle Lautäußerungen des Versuchstieres, spielte jedoch selbst keine Reize vor.

II.1 Versdauer

Die Versdauer im Spontangesang eines Männchens erwies sich als sehr gleichbleibend, abgesehen vom ersten Vers eines Gesanges. Dies sei beispielhaft für Männchen 82/27 gezeigt (Abb. C3).

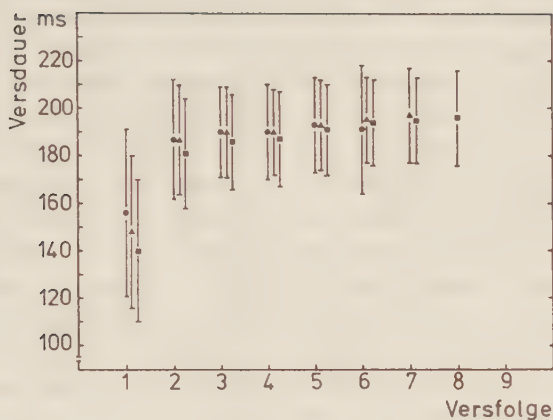


Abb. C3 Versdauern von Männchen 82/27 im Verlauf eines Spontangesanges. Es sind Versdauern von Spontangesängen mit 6 ●, 7 ▲ und 8 ■ Versen abgebildet. Für jeden Vers sind Mittelwert und Standardabweichung angegeben; N pro Versdauer 222 bis 356. Mit Ausnahme des ersten Verses eines Gesanges liegen die Versdauern, unabhängig von der Anzahl der Verse im Gesang, sehr dicht beisammen.

In Abbildung C3 sind - nach der Anzahl der Verse pro Spontangesang getrennt - die gemittelten Versdauern des 1., 2., 3., . . . n-ten Verses aus Spontangesängen jeweils einer bestimmten Versanzahl n aufgetragen ($n = 6, 7$ und 8). Der erste Vers eines Spontangesanges ist immer um 30 - 50 ms kürzer als die folgenden, die, unabhängig von der Verszahl, alle in einem engen Zeitbereich liegen. Da sich die minimalen Änderungen der Versdauer in einer Versfolge - abgesehen vom ersten Vers - nur unwesentlich auf den Zeitverlauf des Spontangesanges auswirken, habe ich diese nicht näher untersucht und betrachte jeden Folgevers als ein Alles-oder-Nichts-Ereignis mit annähernd gleicher Dauer.

II.2 Versabstand

Während die Versdauern im Spontangesang kaum eine Änderung erfahren, nimmt die Pause zwischen den Versen im Verlauf eines Spontangesanges deutlich zu.

Zur Darstellung dieser Zunahme eignen sich besser als Verspausen die Versabstände: beispielsweise von Versbeginn bis Versbeginn gerechnet, sind sie ein Maß für einen inneren Taktgeber, der die Verse auslöst. Üblicherweise werden solche Versabstände von Versbeginn bis Versbeginn gemessen. Wie in Abbildung C3 gezeigt, ist bei Ch. brunneus der erste Vers deutlich kürzer als die folgenden und zudem auch variabler als diese. Ursache hierfür ist wohl ein "Einsingeffekt" zu Beginn des ersten Verses: man beobachtet häufig, daß ein Männchen zwar die Beine schon bewegt, jedoch nur eine sehr geringe Schallstärke erzeugt. Um hieraus entstehende Streuungen zu vermeiden, berücksichtige ich für den Vergleich der Versabstände den ersten Vers eines Spontangesanges nicht, sondern lasse den ersten Versabstand am Ende des ersten Verses beginnen und am Ende des zweiten Verses aufhören. Ein Versabstand setzt sich somit zusammen aus einer Verspause und dem darauffolgenden Vers (siehe Abb. C2). Dieses Maß bezieht sich - ebenso wie die Verspause - immer auf die Intervalle zwischen den Lautäußerungen eines Tieres. Für einen Vergleich aufeinanderfolgender Versabstände ist diese Definition ohne Einfluß, da es sich kaum auswirkt, ob zu einer Verspause der vorhergehende oder der darauffolgende Vers addiert wird, weil beide Verse annähernd gleichlang dauern.

Um Versabstände mitteln zu können, muß man sie nach Verszahlen ordnen. Hierbei zeigte sich, daß die jeweils ersten Versabstände von Spontangesängen eines Männchens, die alle die gleiche Verszahl aufwiesen, annähernd normalverteilt waren. Dies erwies sich auch für die weiteren Versabstände. Abbildung C4 zeigt dies am Beispiel von Spontangesängen eines Männchens, die aus jeweils sieben Versen bestanden.

Die Mittelwerte der Versabstände aus Abbildung C4 sind in Abbildung C5 als Funktion der Zeit aufgetragen, ebenso die Werte weiterer Spontangesänge mit anderer Verszahl. Da kurze (< 5 Verse) oder sehr lange (> 9 Verse) Gesänge zu selten vorkamen, wurden sie hier nicht berücksichtigt. Aus Abb. C5 ist ersichtlich, daß der erste Versabstand eines Spontangesanges umso kürzer ist, je mehr Verse der Gesang enthält. Auch für die weiteren Versabstände gilt diese Relation. Die mit kleiner werdender Verszahl ansteigende Kurvensteilheit zeigt, daß auch die Zunahme aufeinanderfolgender Versabstände umso größer ist, je weniger Verse der Spontangesang enthält. Die Differenzen der Versabstände von Gesängen verschiedener Verszahl stimmen nicht überein, auch dann nicht, wenn sie gegeneinan-

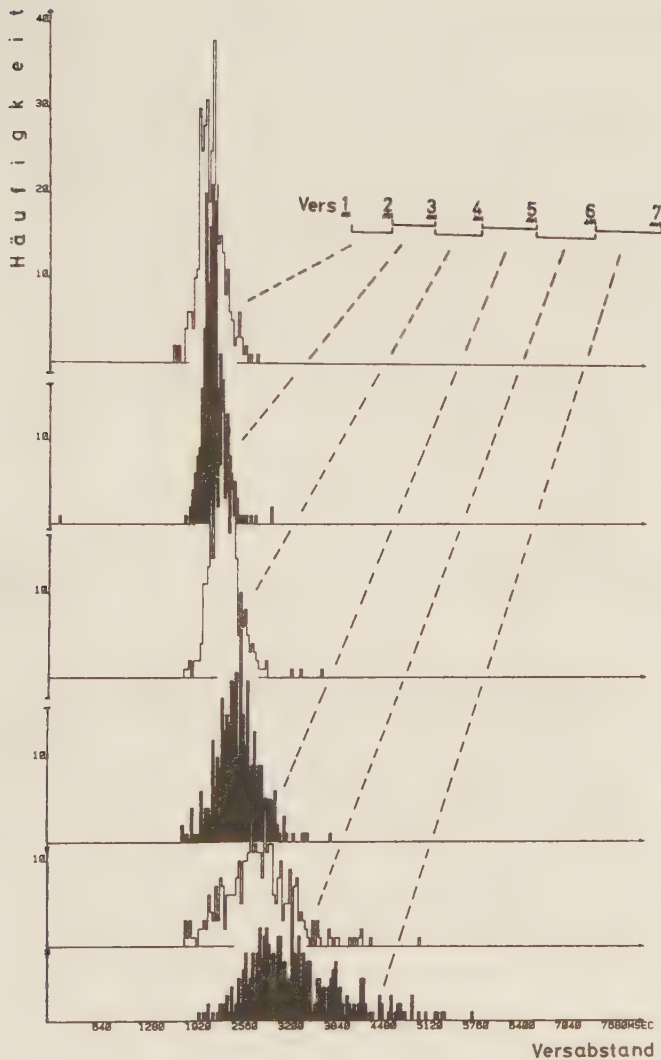


Abb. C4 Versabstände in Spontangesängen von Männchen 82/27.
Alle Gesänge bestanden aus sieben Versen, von oben nach unten
sind jeweils die 1., 2., . . . 6. Versabstände aufgetragen.
Mittelwert und Streuung der Verteilung nehmen in der Versfolge
zu. N = 352 Gesänge

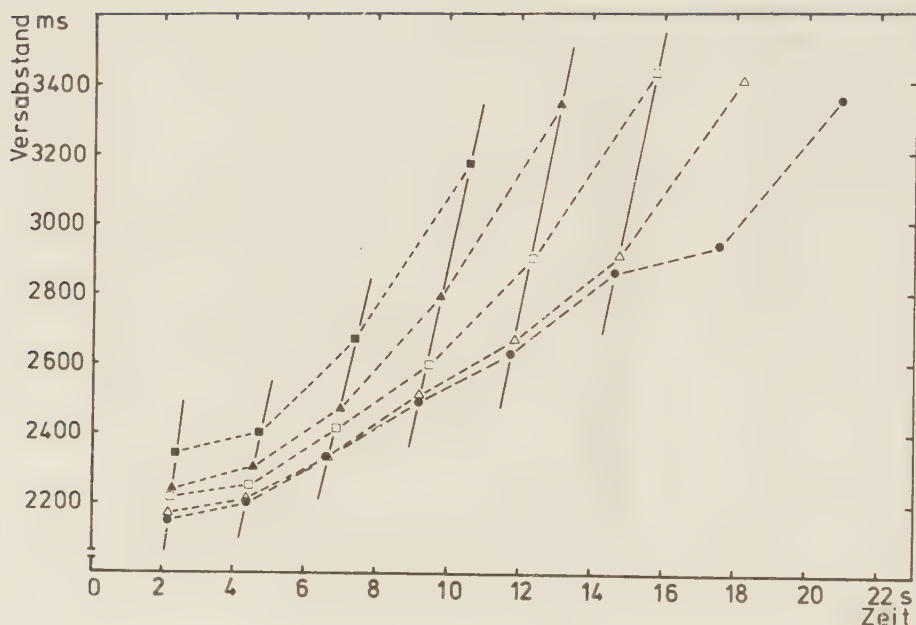


Abb. C5 Versabstände im Verlauf eines Spontangesanges über der fortlaufenden Zeit aufgetragen. Jede Kurve gibt einen Spontangesang bestimmter Verszahl wieder, jeder Punkt ist ein Mittelwert ($N = 76$ bis 353). Die Kurve mit sieben Versen pro Spontangesang enthält die Daten von Abb. C4. Alle Werte stammen von Männchen 82/27. Alle 1., 2., . . . n-ten Versabstände liegen jeweils auf der Winkelhalbierenden; sie wird annähernd parallel verschoben. (■ 5, ▲ 6, □ 7, △ 8, ● 9 Verse pro Spontangesang)

der verschoben werden, sodaß beispielsweise der erste Versabstand eines Gesanges mit dem zweiten eines anderen verglichen wird. Die ersten Versabstände der verschiedenen Spontangesänge in Abb. C5 kommen auf eine Gerade, die Winkelhalbierende, zu liegen. Die weiteren Abstände liegen auf parallelverschobenen Geraden. Dies zeigt, daß der Mechanismus, welcher die Auslösung eines Verses zu einer bestimmten Zeit bewirkt, unabhängig von der Verszahl in immer gleicher Weise arbeitet.

Aus dem ersten Versabstand kann man somit bereits die Anzahl der Verse vorhersagen, die das Tier singen wird.

II.3 Verszahl

Ein Männchen singt unterschiedlich viele Verse in aufeinanderfolgenden Spontangesängen. Hängt die Verszahl von der Zahl der gesungenen Verse im letzten Spontangesang ab? Es zeigte sich, daß die Verszahlen zweier aufeinanderfolgender Spontangesänge völlig unabhängig voneinander sind. In Abb. C6 sind die Verszahlen nacheinander gesungener Spontangesänge eines Männchens aufgetragen. Die Werte aufeinanderfolgender Gesänge zeigen keine Abhängigkeit. Für mehrere Tiere wurde der serielle Korrelationskoeffizient* aufeinanderfolgender Verszahlen berechnet: er lag für 1. bis 4. Ordnung zwischen 0,1 und 0.



Abb. C6 Verszahlen aufeinanderfolgender Spontangesänge von Männchen 82/18. Jeder Punkt gibt einen Gesang wieder. Es läßt sich keine Abhängigkeit zwischen aufeinanderfolgenden Spontangesängen feststellen. Zwischen den drei Gesangsfolgen lag jeweils eine etwa halbstündige Pause.
— M = Mittelwert

Die - voneinander unabhängigen - Verszahlen eines Männchens schwanken annähernd normalverteilt um einen Mittelwert. Abbildung C7 zeigt dies für Männchen 82/18 (die Daten stammen vom selben Tier wie diejenigen in Abbildung C6).

* siehe Methode



Abb. C7

Verszahlen von Spontangesängen des Männchens 82/18.
N = 229; $M = 9.2 \pm 1.9$ Verse
pro Spontangesang

Die geringen Schwankungen der mittleren Verszahl eines Männchens im Verlauf einiger Stunden bzw. Wochen zeigen die Abbildungen C8 und C9. Sie belegen, daß ein Männchen auch über eine längere Zeit hinweg eine mittlere Spontanverszahl einhält, die nur sehr geringfügig schwankt.

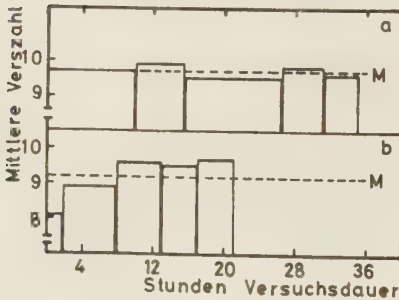


Abb. C8

Mittlere Verszahl der Spontangesänge zweier Männchen im Verlauf einiger Stunden.
M = Mittelwert aller aufgenommenen Spontangesänge.
(Die unterschiedlichen Mittelungszeiträume folgen daraus, daß immer über die gleiche Datenanzahl gemittelt wurde, diese aber nach unterschiedlichen Zeiten erreicht war).
a) Männchen 82/18, N = 229
b) Männchen 82/21, N = 314

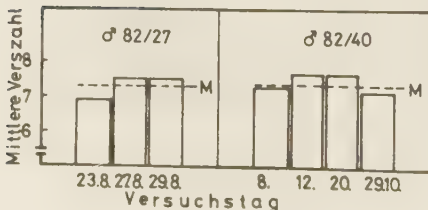


Abb. C9

Mittlere Verszahl von Spontangesängen zweier Männchen an verschiedenen Tagen.
M = Mittelwert aller aufgenommenen Verszahlen

Tabelle 1a zeigt die interindividuelle Variabilität der mittleren Verszahl pro Spontangesang.

II.4 Gesangspause

Die Spontangesänge eines Männchens folgen einander nach größeren Gesangspausen. Diese Pause zwischen zwei Spontangesängen, also der Abstand vom Ende des ersten bis zum Beginn des darauffolgenden Gesanges, kann beträchtlich variieren. Abbildung C10 zeigt einige Serien aufeinanderfolgender Spontangesänge von Männchen 82/18. Sequenzen ähnlich großer Gesangsabstände wechselten mit Abschnitten stark schwankender Gesangspause ab, und auch die einzelnen Serien unterschieden sich voneinander.

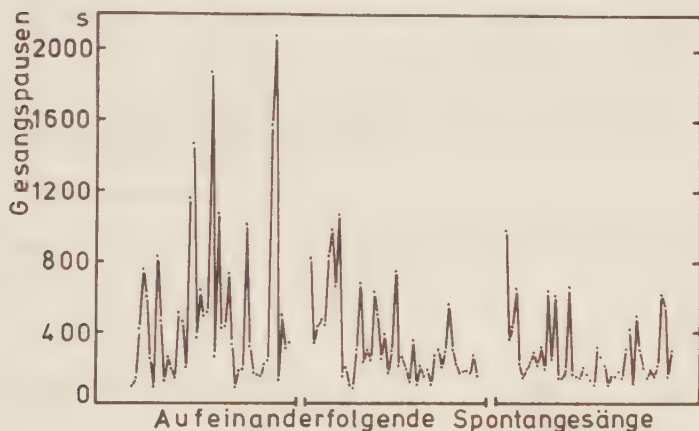


Abb. C10 Gesangspausen zwischen aufeinanderfolgenden Spontangesängen von Männchen 82/18. Jeder Punkt gibt die Pause zwischen zwei aufeinanderfolgenden Spontangesängen wieder.

Wie die Verszahlen erwiesen sich auch die Gesangspausen als unabhängig voneinander: Die Dauer einer Gesangspause hängt nicht von der vorhergegangenen Gesangspause ab. (Serieller Korrelationskoeffizient 1. bis 4. Ordnung zwischen 0,2 und 0).

Die Abbildungen C11 und C12 zeigen die Verteilung der Gesangspausen von zwei Männchen. Bei beiden fällt die Verteilung zu längeren Pausen hin flacher ab. Dies läßt sich wenigstens teilweise dadurch erklären, daß ein Männchen im Verlauf vieler Stunden auch anderen Tätigkeiten nachgeht, wie Fressen oder Umherlaufen. Zur Beschreibung der spontanen Singaktivität

eines Männchens halte ich es für sinnvoll, in den Mittelwert der Gesangspausen auch diese langen Pausen hineinzunehmen.

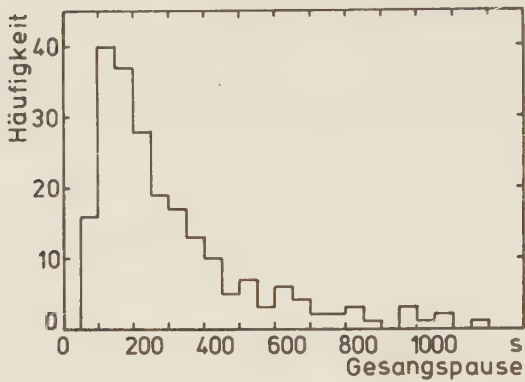


Abb. C11 Gesangspausen zwischen Spontangesängen von Männchen 82/18.
N = 217

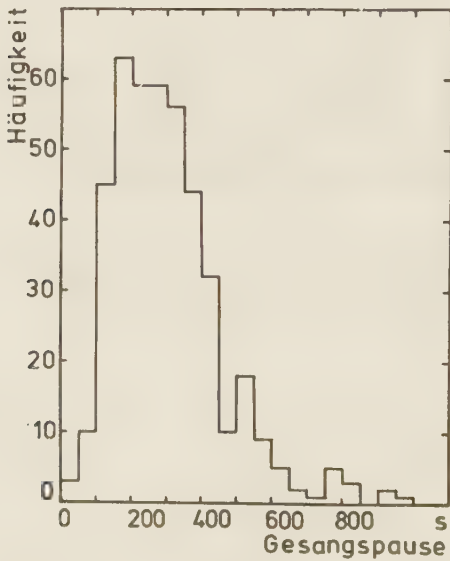


Abb. C12 Gesangspausen zwischen Spontangesängen von Männchen 82/21.
N = 427

Im Verlauf einiger Stunden ändert sich der Mittelwert der Gesangspausen eines Männchens nur wenig. Auch an verschiedenen Tagen weichen die Mittelwerte der Gesangspausen nicht stark voneinander ab (Abb. C13).

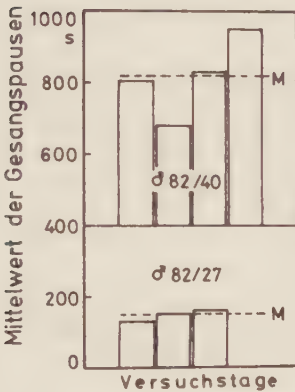


Abb. C13 Mittelwert der Gesangspausen zwischen Spontangesängen an verschiedenen Tagen (die-
selben Daten wie in Abb. C9).
Männchen 82/27, N = 393
Männchen 82/40, N = 211
M = Mittelwert aller aufge-
nommenen Gesangspausen

Tabelle 1b zeigt die Variabilität der mittleren Gesangs-
pause bei den verschiedenen Männchen.

II.5 Spontane Singaktivität

Die spontane Singaktivität eines Männchens, also die An-
zahl gesungener Verse pro Zeit, ergibt sich aus den Mittel-
werten von Gesangspause und Verszahl. Die Streuung der Sing-
aktivität hängt nun davon ab, wie diese beiden Größen zusam-
menhängen. Wenn die Verszahl von der vorausgegangenen Ruhe-
pause abhinge, und beispielsweise auf lange Gesangspausen
meist eine große Verszahl folgte, so führte dies zu einer ziem-
lich gleichmäßigen Anzahl an Versen pro Zeit. Entgegen einer
ersten Erwartung hing jedoch die Verszahl eines Spontange-
sanges nicht von der Dauer der vorausgegangenen Gesangspau-
se ab. In Abbildung C14 ist die Verszahl gegen die - dem
Spontangesang vorausgegangene - Ruhepause aufgetragen. Es er-
gibt sich ein breites Punktefeld.

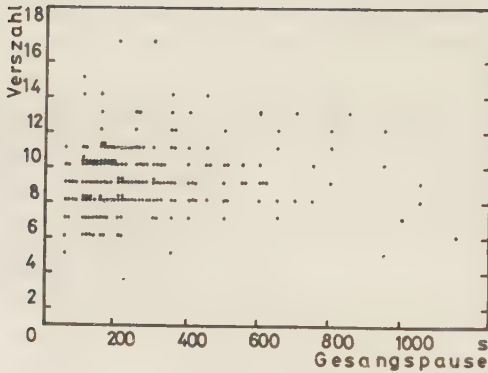


Abb. C14 Gesangspause und darauffolgende Verszahl. Jeder Punkt gibt die Verszahl an, die Männchen 82/18 nach der zugehörigen Gesangspause erzeugte. Zwischen Verszahl und Gesangspause läßt sich keine Korrelation erkennen. N = 212

Sowohl die Verszahlen als auch die Gesangspausen schwankten jeweils um ihr Mittel und führten zu voneinander unabhängigen aktuellen Werten. Während kleiner Zeitabschnitte kann somit die Zahl der Verse pro Zeit stark variieren. Wie jedoch die Abbildungen C8, C9 und C13 zeigen, schwanken Verszahl und Gesangspause, gemittelt über einige Stunden, nur wenig. Mit diesen Mittelwerten läßt sich für jedes Männchen dessen mittlere spontane Singleleistung berechnen. Es ergeben sich für die verschiedenen Männchen sehr unterschiedliche Werte (Tabelle 1c).

Tabelle 1:

Verszahl und Gesangspause verschiedener brunneus-Männchen

Versuchstier	82/18	82/21	82/27	82/40
a)				
Mittlere	N	314	443	353
Verszahl pro				
Spontangesang	M $\pm$ S	9.2 $\pm$ 1.9 Verse	7.5 $\pm$ 1.3 Verse	7.4 $\pm$ 1.7 Verse
b)				
Mittlere				
Gesangspause	N	428	450	222
zwischen				
Spontangesängen	M $\pm$ S	303 $\pm$ 163 Sekunden	162 $\pm$ 84 Sekunden	805 $\pm$ 519 Sekunden
c)				
Sich daraus				
ergebende				
Singaktivität	1.6 Verse/min	1.9 Verse/min	2.8 Verse/min	0.6 Verse/min

N: Anzahl der Spontangesänge M $\pm$ S: Mittelwert $\pm$ Standardabweichung

III. Das Rivalisieren

III.1 Zeitcharakteristik des Rivalengesanges

Während der Spontangesang von einem allein singenden Männchen erzeugt wird, kann ein Rivalengesang nur durch ein zweites Männchen angeregt werden. In meinen Experimenten wurde dieses zweite Männchen durch den Rechner ersetzt, der dem Versuchstier mit einer definierten Lautattrappe antworten konnte. Die Experimente sollten folgende Fragen klären:

- Welche Reize sind geeignet, das Rivalisierverhalten eines Männchens auszulösen? Mit anderen Worten: wie sieht der angeborene Auslösemechanismus (AAM) für das Rivalisierverhalten aus?
- Wie wirkt sich das Rivalisieren auf das spätere Verhalten eines Männchens aus?

Das akustische Verhalten der Männchen während der Rivalisierexperimente erwies sich als ziemlich gleichförmig. Der typische Verlauf der Lautäußerungen eines Männchens soll deshalb zunächst besprochen werden.

Versuchsprogramm: Das Versuchstier selbst startete das Experiment. Solange es still blieb, wurden keine Reize vorgespielt; erst wenn das Männchen spontan zu singen begann, antwortete der Rechner jeweils mit genau einem Reiz, jedesmal, wenn das Männchen gesungen hatte. Da der Rechner beliebig lange antworten konnte, "sang" er immer als letzter. In regelmäßigen Zeitabständen wurde dem Tier erlaubt, spontan zu singen: Der Rechner war so programmiert, dass er nun nur die Lautäußerungen des Tieres registrierte und selbst still blieb. Während des Experiments wechselten also Spontangesänge und Rivalisiersequenzen ab.

III.1.1 Versdauer

Die Versdauern im Rivalengesang eines Männchens schwankten innerhalb eines engen Zeitbereiches. Abbildung C15 zeigt dies beispielhaft für Männchen 82/27: Hier sind die Mittelwerte der Dauern aufeinanderfolgender Verse in Rivalenge-

sängen aufgetragen (Rivalengesänge unterschiedlicher Verszahl wurden zusammengefaßt). Ebenso wie im Spontangesang ist auch beim Rivalisieren der Vers als Alles-oder-Nichts-Ereignis mit annähernd gleichbleibender Dauer aufzufassen, allerdings betrug diese für Männchen 82/27 im Mittel etwa 40 ms weniger als im Spontangesang.

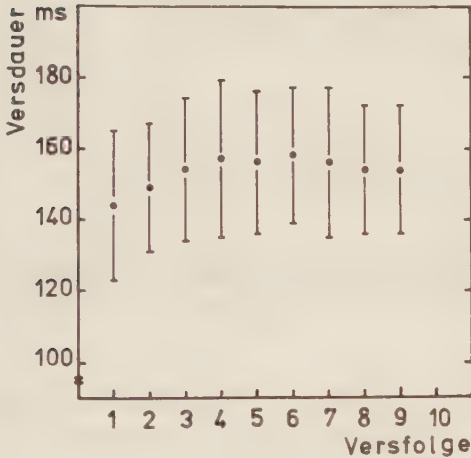


Abb. C15 Versdauern, die Männchen 82/27 im Verlauf seiner Rivalengesänge einhielt. Für jeden Vers sind Mittelwert und Standardabweichung angegeben.
N pro Versdauer 171 bis 261
Für die Abbildung wurden Sequenzen verschiedener Verszahlen benutzt.

III.1.2 Intervalle zwischen den Versen

Trägt man nun alle Intervalle, die das Versuchstier im Verlauf eines Experimentes einhielt, über der Zeit auf, so ergeben sich drei Zeitklassen. Abbildung C16 zeigt dies am Beispiel von Männchen 81/18. Wie kommen diese drei Klassen zustande?

- Die längsten Pausen lagen zwischen den Gesängen (d in Abbildung C16). Nachdem das Männchen einen Spontangesang oder eine Rivalisiersequenz beendet hatte, blieb es mindestens 30 Sekunden lang still, bevor es wieder spontan zu singen begann. Solch eine Ruhepause brauchte das Männchen also mindestens - sowohl nach einem Spontangesang als auch nach einer Rivalisierfolge - bis es zu erneutem Spontansingen fähig war (zur Gesangspause nach Spontangesang bzw. Rivalengesang siehe auch Abb. C36).

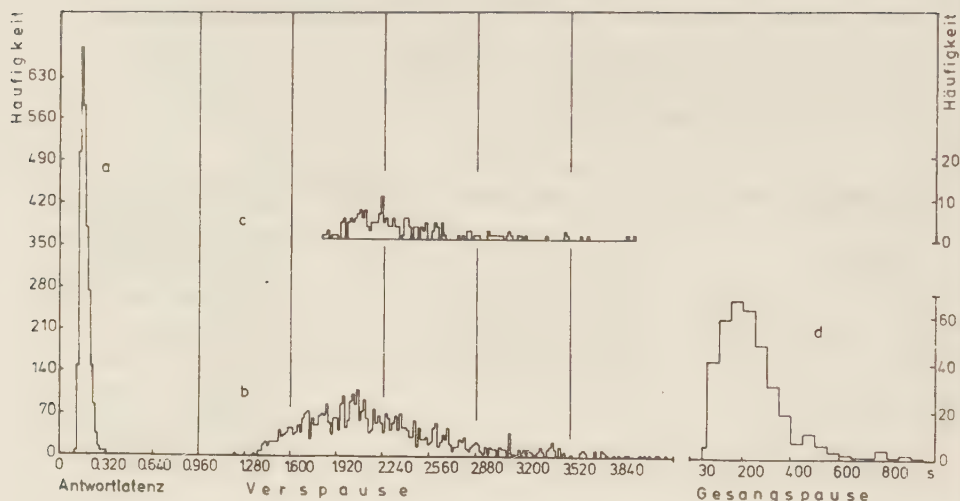


Abb. C16 Intervalle, die Männchen 81/18 im Verlauf eines Experimentes einhielt.
a) Kurze Antwortlatenzen nach einem Reizvers (Grenzen: 96 - 320 ms)
b) Verspausen im Rivalengesang; diese setzen sich zusammen aus Reizlatenz + Reizdauer + "langer Antwortlatenz"
c) Verspausen im Spontangesang
d) Pausen zwischen Rivalen- oder Spontangesängen

- Die kürzesten Intervalle wurden innerhalb der Rivalengesänge eingehalten.

Bei konstanter Reizlatenz und konstanter Reizdauer ist es für die Betrachtung des Antwortverhaltens ohne Belang, ob dazu die Verspau e des Männchens (Pause zwischen seinen eigenen Versen) oder seine Antwortlatenz (Pause zwischen Reizende und Beginn der Tierantwort) herangezogen wird. Aus Gründen, die in Kapitel CIII.2.4 erläutert werden, verwende ich für die Beschreibung der Reaktion des Männchens auf einen Reiz nur die Antwortlatenz (dieses Maß bezieht die Reaktion des Tieres immer auf den vorausgegangenen Reiz).

Wie Abbildung C16(a) zeigt, fielen die Antwortlatenzen des Männchens in ein sehr schmales Zeitfenster (Grenzen: 96 - 320 ms, $M = 177 \pm 30$ ms).

- Die Intervalle der mittleren Zeitklasse sind zweierlei Ursprungs: Zum einen kommen sie zwischen den Versen innerhalb eines Spontangesanges vor (c in Abb. C16), es sind die im Lauf des

Spontangesanges zunehmenden Verspausen (siehe auch Abb. C5: hier sind jedoch die Versabstände aufgetragen); zum anderen finden sich solche Intervalle auch mitten in Rivalisierungssequenzen. Anhand von Abb. C17 sei dies verdeutlicht.

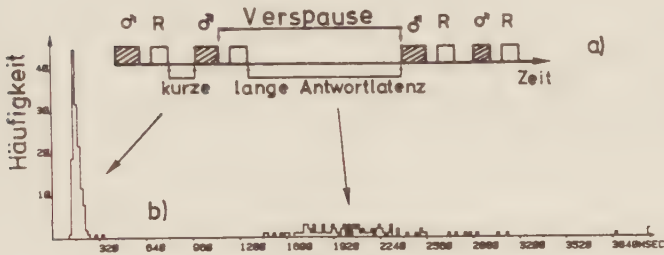


Abb. C17 a) Wechselsingen schematisch (R = Reiz). Das Männchen hält sowohl kurze als auch lange Antwortlatenzen ein.
b) Verteilung der Antwortlatenzen eines Männchens auf einen bestimmten Reiztyp.

Das Schema einer Rivalisierungssequenz (a) zeigt die kurzen, rivalisierenden Antwortlatenzen des Männchens: sie fallen alle in das Zeitfenster bei etwa 170 ms (b). Daneben kommen auch "lange Antwortlatenzen" vor, d.h. das Versuchstier sang in diesen Fällen erst längere Zeit nach einem Reiz. Zum Vergleich mit den Verspausen aus Spontangesängen, müssen die "langen Antwortlatenzen" aus den Rivalisierungssequenzen ebenfalls in Verspausen umgerechnet werden. Dazu müssen zum Wert der Antwortlatenz noch Reizlatenz und Reizdauer hinzuaddiert werden (siehe Schema in Abb. C17). Dies wurde für Abb. C16 getan. Es zeigt sich, daß die Zeitbereiche der großen Verspausen beim Rivalisieren und der Verspausen innerhalb von Spontangesängen weitgehend überlappen. Diese Übereinstimmung führt zu dem Schluß, daß eine "lange Antwortlatenz" keine Rivalisierungsreaktion ist, sondern daß das Männchen, nach einer Verspau wie beim Spontansingen, erneut zu singen beginnt. Die langen Latenzen sind jedoch im Mittelwert gegenüber den Spontanverspausen leicht verkürzt. Dies wird in Kap. CIII.2.4c näher betrachtet.

Der typische Versuchsablauf sei nochmals zusammengefaßt: Das Versuchstier beginnt spontan zu singen, der Rechner antwortet, es folgt ein "Wechselsingen", wobei die Rivalisierantworten des Männchens in ein enges Zeitfenster fallen. Nach einigen Versen antwortet das Versuchstier nicht mehr auf den Reiz, sondern beginnt - nach einer Spontanverspaue - erneut zu singen: es entwickelt sich ein weiterer Rivalengesang usf. Wenn das Männchen eine bestimmte Verszahl gesungen hat (s.u.), bleibt es mindestens 30 Sekunden lang still, dann beginnt es einen neuen Gesang. Im folgenden werde ich Rivalengesänge, die nur durch Verspausen im Spontanbereich (1 - 4 Sekunden Dauer) voneinander getrennt sind, zu einer Serie rechnen.

Neben diesem typischen Ablauf kam es auch vor, daß ein Männchen auf einen Reiz ausschließlich mit kurzen Rivalisierlatenzen reagierte - oder still blieb. Männchen 82/27 gibt hierfür ein Beispiel. In Abb. C18 sind alle Antwortlatenzen aufgenommen, mit welchen das Versuchstier in einem über mehrere Tage fortdauernden Experiment auf einen bestimmten Reiztyp antwortete (Pulsdauer: 20 ms, Pulspause 5 ms; Reizlatenz 400 ms, Reizdauer 150 ms). Die Latenz der Antwort auf den Reiz war mit geringer Streuung normalverteilt (Grenzen: 112 - 336 ms, $M = 204 \pm 35$ ms; $N = 4453$, Fehler des Mittelwertes = 0,5 ms).

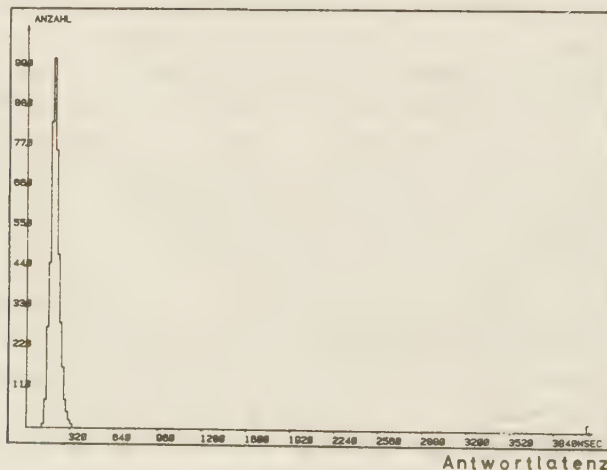


Abb. C18 Reaktion von Männchen 82/27 auf einen Reiztyp (Pulsdauer 20 ms, Pulspause 5 ms; Reizlatenz 400 ms, Reizdauer 150 ms). Das Männchen antwortete innerhalb eines sehr engen Zeitfensters: Grenzen 112 - 336, $M = 204 \pm 35$ ms; $N = 4453$.

Man könnte Tiere wie das Männchen 82/27 als "gute Rivalisierer" bezeichnen, weil sie mit auslösewirksamen Reizen (siehe hierzu Kapitel CIII.2) sehr ausdauernd rivalisieren konnten (ein Männchen rivalisierte im Experiment bis zu 43 mal ohne Unterbrechung). Ein "schlechter Rivalisierer" brach, auch bei sehr wirksamen Reizen, schon nach wenigen Antworten ab und begann dann wieder von Neuem.

III.1.3 Zeitlicher Verlauf innerhalb des Rivalengesanges

Die Antwortlatenzen eines rivalisierenden Männchens fallen zwar alle in ein schmales Zeitfenster, sie unterscheiden sich jedoch innerhalb dieses Zeitbereiches in regelhafter Weise voneinander. Im Verlauf eines Rivalengesanges nimmt die Antwortlatenz zu. Das Ausmaß dieser Zunahme hängt von der Verszahl des Gesanges ab, die - selbst wenn einem Männchen immer der gleiche Reiztyp geboten wurde - beträchtlich schwankte (siehe Abb. C20). In Abbildung C19 sind die Mittelwerte auf-

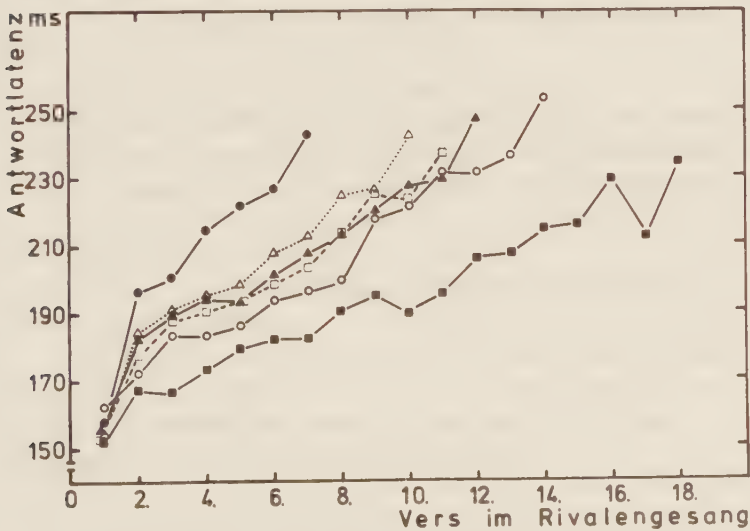


Abb. C19 Antwortlatenzen aufeinanderfolgender Rivalisierungsverse. Jede Kurve gibt einen Rivalengesang bestimmter Verszahl wieder (● 7, △ 10, □ 11, ▲ 12, ○ 14, ■ 18 Verse). Jeder Punkt ist ein Mittelwert (N zwischen 15 und 44). Je weniger Verse ein Rivalengesang enthält, desto schneller nimmt die Antwortlatenz zu.

einanderfolgender Antwortlatenzen von Rivalengesängen aufgetragen, die Männchen 82/27 während eines Dauerversuches sang (einziger Reiztyp: Pulsdauer 20 ms, Pulspause 5 ms; Reizdauer 150 ms, Reizlatenz 400 ms). Auch hier wurden die Rivalengesänge nach ihrer Verszahl geordnet, bevor gemittelt wurde. Es zeigte sich: je mehr Verse ein Rivalengesang enthält, desto langsamer nimmt die Antwortlatenz zu.

Zwei Parallelen zum Verlauf der Spontangesänge (Abb. C5) zeigen sich: Im Spontangesang wie im Rivalengesang nehmen aufeinanderfolgende Versabstände bzw. Antwortlatenzen umso langsamer zu, je mehr Verse ein Gesang enthält und in beiden Gesangsformen bricht die Versfolge ab, wenn ein maximaler Versabstand bzw. eine maximale Antwortlatenz erreicht ist. Im Falle des Rivalengesanges habe ich die Antwortlatenzen aufgetragen anstelle der Versabstände. In letztere gehen zusätzlich noch Reizlatenz und Reizdauer sowie die Antwortdauer des Männchens ein. Da die Reizparameter konstant blieben und die Antwortdauer nur wenig streute (siehe Abb. C3), wird der Anstieg der Kurven im wesentlichen durch die Antwortlatenz bestimmt, sodaß die Kurvenverläufe vergleichbar sind.

In dem oben beschriebenen Dauerversuch antwortete das Männchen unterschiedlich häufig auf ein und denselben Reiztyp. Im nächsten Abschnitt soll besprochen werden, wie die Antworthäufigkeit von dem dargebotenen Reiztyp abhängt.

III.2 Das Lautschema des Rivalisierens

Um herauszufinden, wie im Rivalisier-AAM der brunneus-Männchen die Parameter Pulsdauer, Pulspause, Reizdauer und Reizlatenz bewertet werden, wurde in den folgenden Experimenten jeweils einer von ihnen variiert, die anderen konstant gehalten.

Die Reizprogramme waren folgendermaßen aufgebaut: die verschiedenen Werte des zu testenden Parameters wurden dem Versuchstier in zufälliger Reihenfolge geboten. Innerhalb eines Reizzyklus kamen die verschiedenen Reiztypen mit gleicher Häufigkeit vor. War der Zyklus durchgetestet, so begann er wieder von vorn. Um zu vermeiden, daß sich Nachbarschaftseffekte zweier Reize in

den Meßwerten niederschlugen, wurde jeder Reiztyp mehrfach und mit wechselnden Reiznachbarn angeboten. Die Darbietung eines Reiztyps verlief wie oben beschrieben: der Rechner blieb still und antwortete erst, wenn das Männchen spontan zu singen begann. Der zu testende Reiztyp wurde so lange wiederholt, bis das Männchen nicht mehr sang und längere Zeit (> 30 Sekunden) still blieb.

Die Wirkung eines Reizes schlug sich in verschiedenen Reaktionen nieder, von welchen ich folgende drei als Meßgrößen verwendete:

III.2.1 Verwendete Meßgrößen

Anzahl der Verse pro Rivalisierserie

Ein Männchen kann auf einen Reizvers mit kurzer Rivalisierlatenz antworten oder nach langer Spontanverspause (1 - 4 Sekunden) singen. Diese Reaktionsweisen können abwechseln und dauern an, bis die Gesangsfähigkeit des Männchens erschöpft ist. Die Rivalisierserie bricht dann ab, das Männchen bleibt längere Zeit (> 30 Sekunden) still.

Die erste Meßgröße gibt nun an, wieviele Verse das Männchen in einer Reivalisierserie sang, nach kurzer oder langer Latenz. Zur Ermittlung dieser Größe addierte ich alle Antwortverse auf einen Reiztyp und teilte die Summe durch die Häufigkeit, mit welcher der Reiztyp dem Versuchstier angeboten worden war. Diese Meßgröße hat also die Einheit Antwortverse pro Serie.

Anzahl der Rivalisierverse pro Serie

Da die Antwortmenge, welche der oben beschriebenen Meßgröße zugrundeliegt, vermutlich spontane Verse enthält (die Verse nach langer Latenz, die einen weiteren Rivalengesang innerhalb einer Serie einleiten), könnte eine Größe, die nur die Rivalisierlatenzen berücksichtigt, ein geeigneteres Maß dafür sein, wie wirksam ein Reiz spezifisch das Rivalisierverhalten auslöst. Als Meßgröße wurde die Zahl der Verse mit "kurzer Antwortlatenz" definiert. Als Grenze für "kurze

Antwortlatenz" wurde 400 ms festgesetzt (eine Dauer, die sehr selten von einer Rivalisierlatenz erreicht wurde). Zur Berechnung dieser Größe wurden alle Rivalisierantworten (d.h. Antworten mit "kurzer Latenz"), auf einen Reiztyp addiert und die Summe durch die angebotene Häufigkeit des Reiztyps, d.h. die Anzahl der Serien bei einem bestimmten Reiz, geteilt. Diese Meßgröße hat also die Einheit Rivalisierverse pro Serie.

Anzahl der Rivalisierverse pro Rivalengesang

In der dritten Meßgröße wird zusätzlich noch die Gruppierung der Rivalisierantworten in einer Serie berücksichtigt. Meßgröße 2 enthält zwar die Zahl der Rivalisierverse pro Serie, sagt aber nichts darüber aus, ob die Rivalisierantworten hintereinander erfolgten oder unterbrochen durch "lange Latenzen". Diese letzte Größe gibt nun an, wieviele Rivalisierverse ein Männchen (im Durchschnitt) ohne Unterbrechung sang, aus wievielen Versen also ein Rivalengesang im Mittel bestand. Die Meßgröße wurde errechnet, indem - getrennt nach Reiztypen - die Summe der kurzen Antwortlatenzen gebildet und durch die Anzahl der Rivalengesänge geteilt wurde (Einheit: Rivalisierverse pro Rivalengesang).

Bevor mit Hilfe der beschriebenen Größen die Auslösewirksamkeit verschiedener Reiztypen geprüft werden soll, zeige ich an einem Beispiel die Variabilität im Antwortverhalten eines Männchens auf einen Reiztyp.

III.2.2 Variabilität des Rivalisierens bei konstantem Reiz

In einem mehrere Tage dauernden Versuch bekam ein Männchen einen einzigen, sehr auslösewirksamen Reiztyp (Pulsdauer 20 ms, Pulspause 5 ms; Reizdauer 150 ms, Reizlatenz 400 ms) vorgespielt. Abbildung C20 zeigt die Häufigkeit der aufgetretenen Rivalengesangslängen. Sie streuen beträchtlich: Mittelwert = 10.2 ± 4.6 Verse (Fehler des Mittelwertes: 0.2 Verse). In dieser Variabilität kommt eine innere stochastische Größe zum Ausdruck, die bei konstanten äußeren Bedingungen die Anzahl der Verse eines Rivalengesanges bestimmt.

(Dieser innere Zustand hatte sich auch darin gezeigt, wie schnell die Antwortlatenz im Verlauf eines Rivalengesanges zunahm, siehe Abbildung C19). Durch Mittelung über genügend viele Gesänge (siehe Meßgrößen) kann jedoch vermieden werden, daß die Variabilität des inneren Zustandes eines Männchens die unterschiedliche Wirkung verschiedener Reiztypen überdeckt.

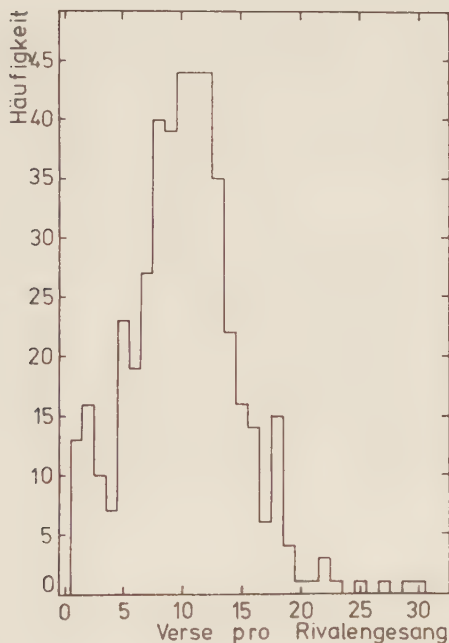


Abb. C20

Anzahl der Verse pro Rivalengesang, welche Männchen 82/27 im Verlauf eines Dauerversuches sang. Der Reiz blieb hierbei unverändert.
(Pulsdauer 20 ms, Pulspause 5 ms; Reizdauer 150 ms, Reizlatenz 400 ms) $M = 10.2 \pm 4.6$ Verse, $N = 448$ Gesänge
(Fehler des Mittelwertes : 0.2 Verse)

III.2.3 Innere Struktur des Verses

Frühere Untersucher von Ch. brunneus (u.a. WEIH 1951, LOHER 1957) haben auf die Breite des Lautschemas dieser Art hingewiesen und gezeigt, daß ein Männchen selbst durch Sinustöne oder Pfeife einer Galtonpfeife zum Antworten zu bewegen ist. Untersuchungen der Gesänge von Ch. brunneus hatten nun ergeben, daß sie aus einem Puls-Pause-Amplitudenmuster aufgebaut sind, das nur wenig variiert (SCHLEBBE 1973). Auch wurde für Feldheuschrecken mehrfach nachgewiesen, daß im zeitlichen Intensitätsmuster eines Gesanges ein wesentlicher Informationsgehalt liegt. Speziell für die Gattung Chorthippus haben D. und O. von HELVERSEN gezeigt, daß das artspezifische Intensitätsmuster der Gesänge der Arterkennung dient. Dies führte zu der Frage, wie spezifisch das Lautschema eines Männchens für das Rivalisierverhalten hinsichtlich dieses Parameters ist.

In Vorversuchen wurde dem Versuchstier ein Feld von Puls-Pause-Kombinationen angeboten, deren Werte weit über die des natürlichen Gesanges hinausgingen. Die Pulsdauern variierten zwischen 1 und 50 ms, die Pausendauern zwischen den Pulsen reichten von 0 ms (=Rauschen während der gesamten Reizdauer) bis 30 ms (Werte in natürlichen Gesängen bei dieser Temperatur: Pulsdauer 5 - 7 ms, Pausendauer 5 - 8 ms). Dabei zeigte sich, daß die Männchen am besten mit Pulsdauern von 10, 15 oder 20 ms rivalisierten.

Für alle weiteren Experimente zum Rivalengesang benutzte ich daher eine Pulsdauer von 20 ms. Jeder Reiztyp in diesen Versuchsreihen war also aufgebaut aus 20 ms langen Pulsen, die durch eine bestimmte Pausendauer voneinander getrennt waren (siehe Einschub Abb. C21). Diese variierte bei den verschiedenen Reiztypen von 0 bis 15 ms, bei einigen Versuchsreihen bis 30 ms. Die Ergebnisse solcher Experimente sind für drei Versuchstiere in den Abb. C21 bis C23 dargestellt. Es sind jeweils die drei oben eingeführten Meßgrößen gegen die variierte Pulspausendauer aufgetragen. Auf die Antwortlatenzen in den Abb. C22 und C23 (jeweils oberste Kurve) komme ich im nächsten Kapitel zurück.

Abb. C21

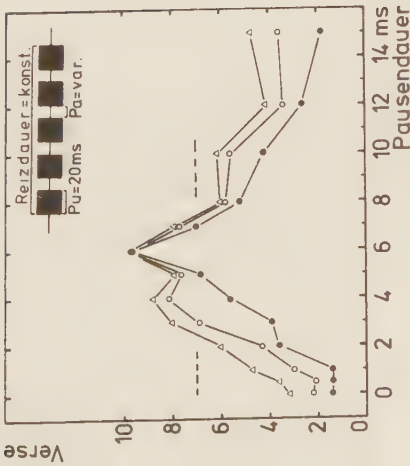


Abb. C22

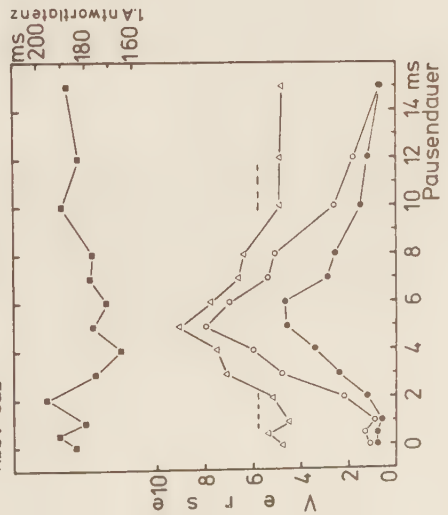


Abb. C23

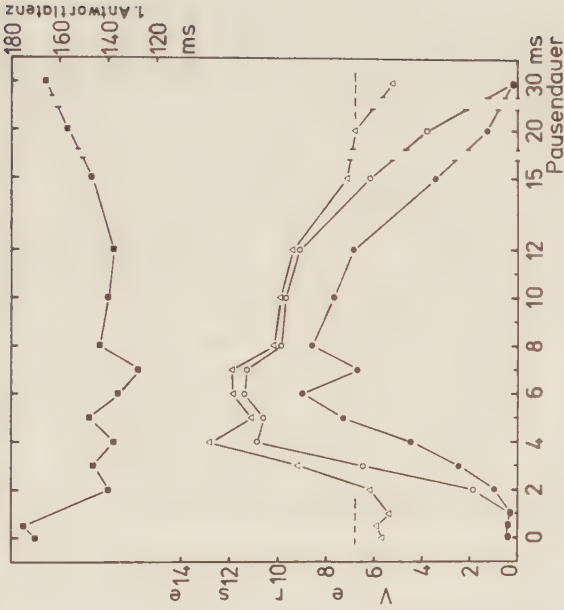


Abb. C21 - C23

Reaktion dreier Männchen auf Schallattrappen konstanter Pulsdauer (20 ms) und varierter Pausendauer (vgl. Schema Abb. C21). Reizlatenz (200 ms) und Reizdauer (200 ms) blieben konstant. Meßgrößen: Δ Verse pro Serie, $\circ$ Rivalisierverse pro Serie, $\bullet$ Rivalisierverse pro Rivalengesang
N pro Meßpunkt zwischen 9 und 34. Für jedes Männchen ist die mittlere Verszahl im Spontanversang eingetragen (---).
(Für den Vergleich mit der Gesamtverszahl pro Rivalisierserie ist dieser Wert um einen Vers vermindert, da der jeweils erste Vers einer Rivalisierserie nicht als Antwort gezählt wurde.)
Für zwei Männchen ist zusätzlich die mittlere Antwortlatenz (■) angegeben, die sie nach der jeweils 1. Reizgabe einhielten.

In allen Abbildungen und für alle drei Meßgrößen ergab sich ein Maximum bei 4 - 6 ms Pausendauer. Dieser optimale Pausenbereich stimmt gut mit den Pausen überein, die die Männchen in ihren Gesängen selber einhielten. Bei kleinen Pulspausen war das Verhalten der untersuchten Männchen sehr ähnlich. Sie konnten mit unspezifischen Reizen, wie z.B. Dauerrauschen, zwar in seltenen Fällen ein- bis zweimal rivalisieren, längere Rivalengesänge kamen jedoch erst dann zustande, wenn die Pulspausen mindestens 2 - 3 ms lang waren. Etwa bei diesem Pausenwert steigen die Reaktionskurven der Männchen an, d.h. sie werden nur durch solche Verse zum Rivalisieren angeregt, die durch Pausen dieser (oder größerer) Dauer in kurze Schallblöcke unterteilt sind. Die Bedeutung dieser Mindestpause wird besonders an der Gesamtverszahl deutlich: Zum Vergleich mit der spontanen Singaktivität wurde die mittlere Verszahl eingetragen (gestrichelt), die das Männchen im Spontangesang erzeugte. Bei den drei Männchen wurde dieser Erwartungswert erst dann erreicht, wenn die Pulspause 2 - 3 ms dauerte. Bei Pausen, die zu weit vom Bestwert entfernt waren, sangen die Männchen weniger Verse, als sie ohne Reiz gesungen hätten!

Im Gegensatz zur geringen Variabilität des Kurvenanstiegs standen die erheblichen Unterschiede in der Ausdehnung des optimal wirksamen Pausenbereiches. Bei den Männchen 82/28 und 82/27 (Abbildungen C21 und C22) liegt beispielsweise ein deutliches Maximum vor, während dieses bei Männchen 82/40 (Abbildung C23) zu einem Plateau ausgeweitet ist.

Diese Beispiele wurden gewählt, um die Variabilität wiederzuspiegeln, die sich in der Breite des optimalen Pausenbereiches zwischen den verschiedenen Männchen zeigte: Die meisten Männchen rivalisierten optimal nur bei Pausen von 5 und 6 ms, bei einigen Tieren wurden auch Reize mit größerer Pause zwischen den Pulsen gut beantwortet.

Lautstärkeabhängigkeit

Wie D. und O. von HELVERSEN gezeigt haben, hängt bei Ch. biguttulus die optimale Puls-Pause-Kombination von der Reizintensität ab. Dies zeigte sich auch bei Ch. brunneus. Neben den Messungen bei 64 db SPL führte ich einige Experimente bei 46 db SPL durch. Abbildung C24 zeigt die drastische Verschiebung der optimalen Pause von 5 - 6 ms nach 12 ms bei dieser Lautstärke.

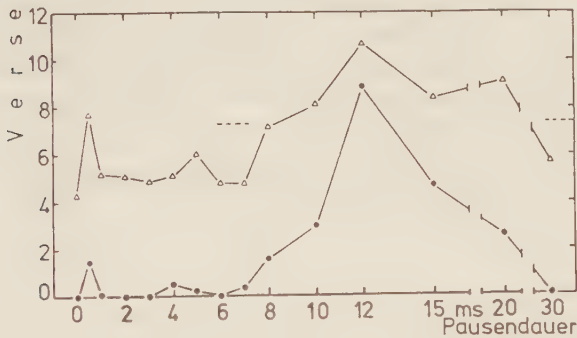


Abb. C24 Reaktion von Männchen 82/38 auf Schallattrappen konstanter Pulsdauer (20 ms) und variiert Pausendauer bei 46 db SPL. Aufgetragen sind zwei Meßgrößen: Verse pro Serie und Rivalisierverse pro Rivalengesang
N pro Meßpunkt = 12
- - - Mittlere Verszahl des Männchens im Spontangesang

Die Versuche zur Versstruktur zeigten, daß ein brunneus-Männchen optimal zum Rivalisieren angeregt wird, wenn die Kombination von Pulsdauer und Pausendauer in einem engen Bereich liegt. Für die weiteren Experimente verwendete ich immer dieselbe, rivalisierwirksame Kombination: Pulsdauer 20 ms, Pausendauer 5 ms.

Als nächster Zeitparameter wurde die Versdauer untersucht.

III.2.4 Verdauer

Frühere Untersucher (WEIH 1951, LOHER 1957) haben gezeigt, daß das Antwortverhalten eines brunneus-Männchens von der Reizdauer abhängt. Auch die geringe Variabilität der Verdauer im Rivalengesang (siehe Abb. C15) deutet daraufhin, daß dieser Parameter die Qualität eines Schlüsselreizes für das Rivalisierverhalten haben könnte. Deshalb variierte ich als nächsten Parameter die Reizdauer. Dabei wurden innere Versstruktur (Pulsdauer 20 ms, Pausendauer 5 ms) und Reizlatenz (200 ms) konstant gehalten. Typische Ergebnisse sind in den Abbildungen C25 - C27 dargestellt. Die Werte der drei Meßgrößen sind über der variierten Reizdauer aufgetragen und zeigen für alle drei Männchen ein Maximum bei 150 bis 200 ms Reizdauer. Die mittleren Rivalengesangslängen im Reizdaueroptimum der einzelnen Männchen unterschieden sich beträchtlich:

Männchen 82/40	11.2 Verse pro Rivalengesang	
" 81/18	7.8	"
" 81/12	1.6	"

Die ersten beiden Männchen könnte man als "gute" Rivalisierer bezeichnen, das letzte Männchen als "schlechten". Auch bei diesem Tier zeigte sich jedoch die Bedeutung der Reizdauer. Die bei diesen Versuchen ermittelten optimalen Reizdauern von etwa 150 ms stimmen gut mit der Verdauer, die die Männchen selbst in ihren Rivalengesängen erzeugten (siehe Abbildung C15), überein. Dies zeigt auch, daß der vom AAM des Männchens gemessene Wert tatsächlich die Dauer des Verses ist und nicht etwa die Zahl der Wechsel Puls/Pause. Würde der AAM auf eine bestimmte Anzahl solcher Wechsel ansprechen, so wäre dieser Wert bei einer Pulsdauer von 20 ms (wie in den Experimenten verwendet) erst bei einer weit größeren Reizdauer erreicht als z.B. bei 5 ms Pulsdauer (in den Gesängen der Männchen). Es löst aber auch eine weit geringere Zahl von Wechseln das Verhalten optimal aus, wenn nur die passende Gesamtdauer gegeben ist.

Die Untersuchung der Verdauer führte auf weitere wesentliche Merkmale des Rivalisierens, die im folgenden besprochen werden.

Abb. C25 (♂81/18)

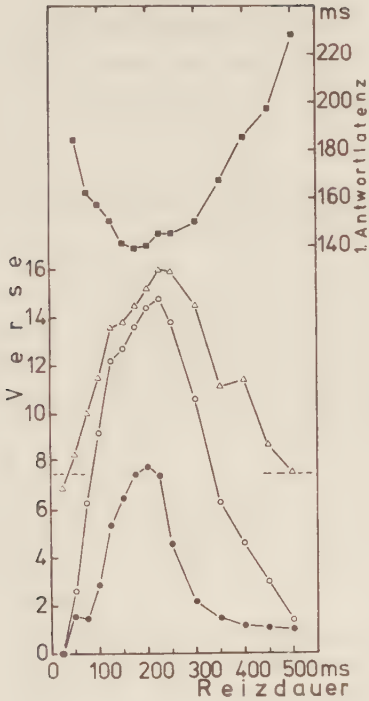


Abb. C26 (♂82/40)

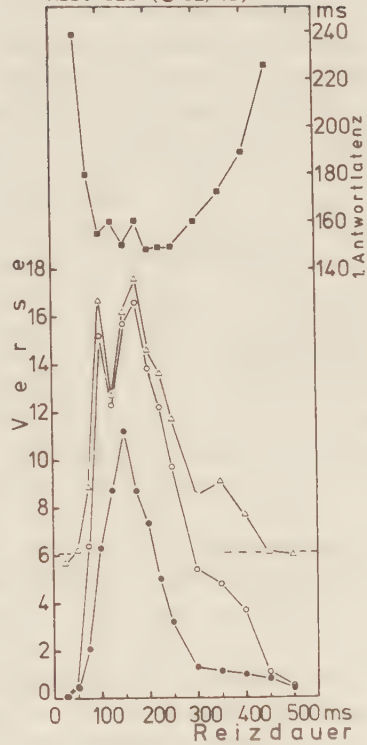


Abb. C27 (♂81/12)

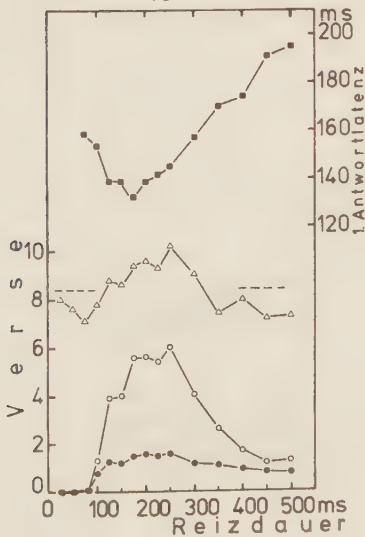


Abb. C25 - C27

Reaktionen dreier Männchen auf Schallattrappen unterschiedlicher Reizdauer. Reizlatenz (200 ms) und Versstruktur (Puls 20 ms, Pause 5 ms) blieben konstant. Es sind die gleichen Meßgrößen wie in Abb. C21 - C23 aufgetragen (Δ Verses pro Serie, ○ Rivalisierungsverses pro Serie, ● Rivalisierungsverses pro Rivalengesang, ■ 1. Antwortlatenz).

- - - Mittlere Verszahl im Spontangesang (vermindert um einen Vers)

N pro Meßpunkt zwischen 14 und 45.

III.2.4.a Antwortlatenz

Wie in Abbildung C19 gezeigt wurde, steigt die Antwortlatenz im Laufe eines Rivalengesanges an. Da sich hierin sicherlich eine Art von Ermüdung zeigt, benutze ich für den Vergleich der Antwortlatenzen auf verschiedene Reiztypen nur jeweils die erste Latenz eines Rivalengesanges. Unterschiede zwischen den ersten Antwortlatenzen können nur auf unterschiedliche Reizwirksamkeit zurückgeführt werden. In den Abbildungen C25 - C27 sind - getrennt nach Reiztypen - die Mittelwerte der ersten Antwortlatenzen aufgetragen (jeweils oberste Kurve). Die Antwortlatenzen des Rivalisierens werden umso kürzer, je rivalisierwirksamer eine Reizdauer ist: das Maximum der Länge des Rivalengesanges fällt mit dem Minimum der Latenz zusammen. Zwischen verschiedenen Reiztypen treten Latenzunterschiede bis zu 100 ms auf. Hierauf gehe ich in der Diskussion (Kapitel DI.3) näher ein.

Erstaunlicherweise zeigte sich keine ausgeprägte Abhängigkeit der Latenz bei Variation der inneren Versstruktur (siehe Abb. C22 und C23).

III.2.4.b Abhängigkeit des Reizdaueroptimums von der Reizlatenz

Da mit Änderung der Reizdauer auch das Reizintervall (d.h. die Zeit zwischen zwei aufeinanderfolgenden Reizbeginnen) verändert wurde, blieb bislang offen, ob dieses für den Wert der optimalen Reizdauer von Bedeutung ist. Die Abbildungen C28 und C29 klären diesen Punkt:

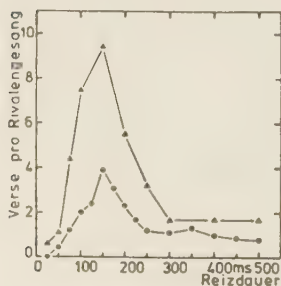


Abb. C28 (♂ 82/24)

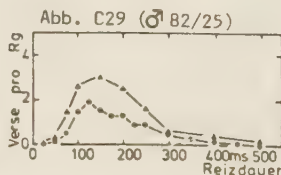


Abb. C29 (♂ 82/25)

Abb. C28 und C29 Reaktion zweier Männchen auf Schallattrappen unterschiedlicher Reizdauer und unterschiedlicher Reizlatenz. Unabhängig von der Reizlatenz ergibt sich das selbe Reizdauer-Optimum. Meßgröße: Rivalisierverse pro Rivalengesang. ● Reizlatenz 200 ms, ▲ Reizlatenz 400 ms
N pro Meßpunkt: 9 bis 29

Die Tiere bekamen dieselben Reizdauern einmal nach 200 ms, in einem weiteren Experiment nach 400ms Reizlatenz vorgespielt. Es zeigte sich, daß die Reizlatenz, und damit das gesamte Reizintervall, keinen Einfluß auf die Auslösewirksamkeit der Reizdauer hatte, denn die Reaktionsmaxima lagen annähernd bei der gleichen Reizdauer.

III.2.4.c Verschiebung der "langen Antwortlatenzen" bei Variation der Reizdauer

Wie in Abb. C16 gezeigt, liegen die "langen Antwortlatenzen", welche ein Männchen nach einem Reiz einhält, im Bereich der spontanen Verspausen, sie waren allerdings zu etwas kürzeren Zeiten hin verschoben. (Vor dem Vergleich wurden zur Antwortlatenz die Reizdauer und die Reizlatenz hinzuaddiert.)

Nun sollte geprüft werden, ob diese Verkürzung immer auftritt. Das Männchen 81/18 bekam in einem Experiment Reize verschiedener Dauer dargeboten. Alle Latenzen, mit welchen es antwortete, sind - getrennt nach Reiztypen - in Abb. C30 aufgetragen. Ein Pfeil gibt jeweils an, an welcher Stelle auf der Zeitachse der Bereich der "spontanen Verspausen" beginnen würde (Wiederum war eine Korrektur nötig, um Pausen mit Latenzen vergleichen zu können: die "spontanen Verspausen" wurden um Dauer und Latenz des jeweiligen Reiztyps vermindert). Bei sehr kurzen bis hin zu den rivalisierwirksamsten Reizdauern (200 ms) liegen die "langen Antwortlatenzen" rechts des Pfeiles. Es ist zwischen diesen langen Latenzen (bzw. Pausen) innerhalb von Rivalisierserien und den Verspausen innerhalb von Spontangesängen kein Unterschied zu beobachten. Vergrößert man jedoch die Reizdauer über den optimal wirksamen Bereich hinaus, so verschiebt sich die Verteilung der "langen Antwortlatenzen" etwas nach links: ein Teil dieser Latenzen ist jetzt verkürzt gegenüber dem Spontanbereich. Auf diesen Punkt komme ich in der Diskussion (Kapitel DI.3) zurück.

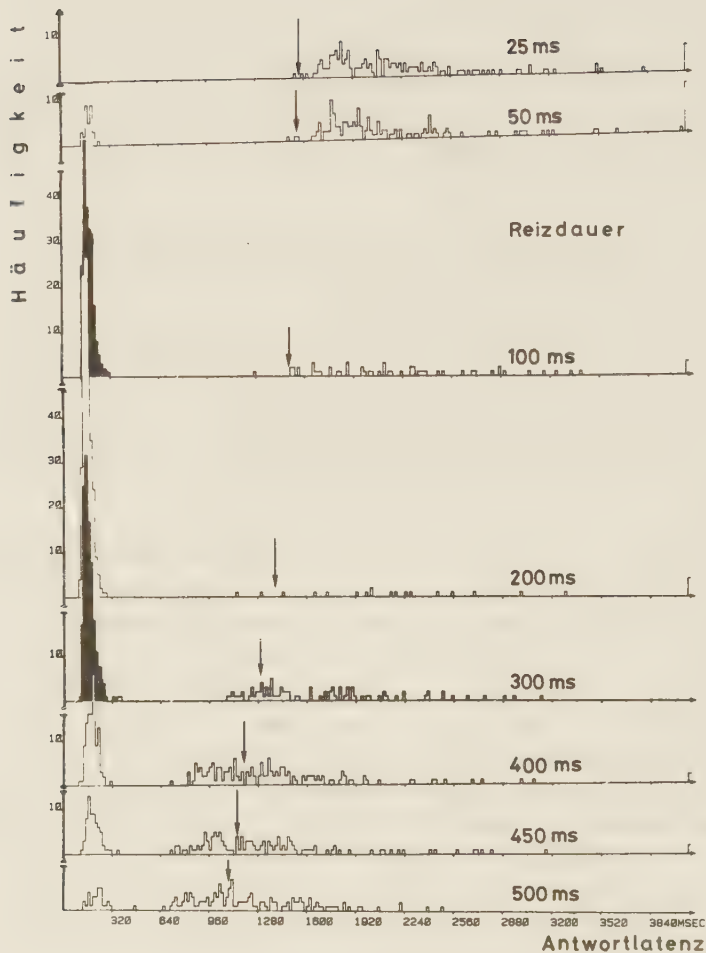


Abb. C30

Antwortlatenzen von Männchen 81/18 auf Schallattrappen unterschiedlicher Dauer. Bei allen Reizdauern liegen die kurzen Antwortlatenzen im gleichen Zeitbereich (=Rivalisierantworten). Um die "langen Antwortlatenzen" mit den Verspausen des Männchens im Spontanengesang vergleichen zu können, ist der Beginn des Zeitbereiches der Spontanverspausen durch einen Pfeil angegeben. Der Wert für die Verspausen wurde jeweils um Reizdauer (variiert) und Reizlatenz (200 ms) vermindert. Bis zur optimalen Reizdauer fallen alle "langen Antwortlatenzen" in den Zeitbereich der Verspausen im Spontanengesang (rechts des Pfeiles), ab 300 ms Reizdauer treten auch solche "lange Antwortlatenzen" auf, die gegenüber dem Spontanbereich verkürzt sind.

III.2.4.d Triggerzeitpunkt für den Rivalisiersvers

Die kurzen Antwortlatenzen der Rivalisiersverse liegen mit geringer Streuung um einen Mittelwert verteilt (z.B. Abb.C18). Sie scheinen einen gemeinsamen zeitlichen Bezugspunkt zu haben. Da in einem kontinuierlichen Signal nur Anfang oder Ende in Frage kommen, läßt sich dieser Punkt klären, indem die gemessenen Antwortlatenzen bei verschiedenen Reizdauern auf Beginn oder Ende des Reizes bezogen werden.

In Abb. C31 ist dies für zwei Reize aus Abb. C25 dargestellt.

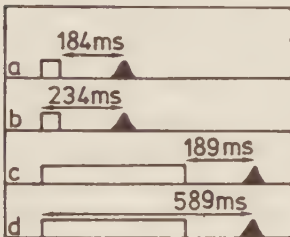


Abb. C31 Verteilung der Antwortlatenzen eines Männchens, bezogen auf Reizbeginn oder Reizende als Triggerzeitpunkt.

a,b: Reizdauer 50 ms, die mittlere Antwortlatenz beträgt 184 bzw. 234 ms, je nach angenommenem Triggerzeitpunkt.

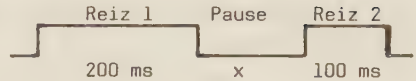
c,d: Reizdauer 400 ms, je nach Triggerzeitpunkt beträgt die Latenz 189 bzw. 589 ms.

Nach der Reizdauer von 50 ms hielt das Männchen eine mittlere Antwortlatenz von 184 ms ein, nach der Reizdauer 400 ms eine mittlere Latenz von 189 ms, jeweils auf das Ende bezogen (a, c). Wären die Antworten durch den Reizbeginn getriggert worden, so hätte das Männchen im einen Fall die mittlere Antwortlatenz von 234 ms eingehalten (b), im anderen Fall von 589 ms (d). Die annähernd gleichen Werte für den Bezugspunkt "Reizende" und die völlig verschiedenen im anderen Falle zeigen klar, daß ein Rivalisiersvers durch das Reizende getriggert wird.

Als nächstes war zu untersuchen, woran das Männchen ein Reizende erkennt, zumal sich schon während des Reizes die Amplitude laufend ändert. Ich spielte dem Männchen Doppel-

reize vor, die folgendermaßen aufgebaut waren:

Einhüllende eines Doppelreizes



Nach einem Reiz von der Dauer 200 ms folgte eine kurze Pause x , die von einem zweiten Reiz der Dauer 100 ms beendet wurde. Nun wurde die Pause x variiert. Solange x klein blieb, wartete das Männchen immer das Ende des zweiten Reizes ab und antwortete dann nach einer üblichen kurzen Latenz. Das Männchen hatte die kurz nacheinander folgenden Reize wie einen einzigen Reiz beantwortet. Dies änderte sich, wenn man die Pause x vergrößerte. War die Pause x größer als 50 ms, so konnte der Rivalisierers des Männchens durch das Ende des ersten Reizes getriggert werden, was daran zu erkennen war, daß die Antwort des Männchens ca. 180 ms nach dem Ende des ersten Reizes erfolgte und dabei manchmal sogar in den zweiten Reiz hineinfiel. Erst eine Pause von mindestens 50 ms signalisierte dem Männchen das Reizende, woraufhin ein Vers erzeugt werden konnte.

Da die vom Reizende an gemessene Antwortlatenz denselben Bezugspunkt wie ein brunneus-Männchen hat, ist dieses Intervall das adäquate Maß zur Beschreibung des Antwortverhaltens im Zeitbereich.

III.2.5 Reizlatenz

Nach den Zeitparametern Versstruktur und Versdauer blieb nun noch die Bedeutung der Reizlatenz zu untersuchen, also der Pause zwischen Tiervers und darauffolgender Reizung durch den Rechner. Die Auswirkung dieses Parameters auf das Rivalisiervermögen war besonders wichtig für die Frage, wie der charakteristische Rhythmus im Rivalengesang zweier brunneus-Männchen zustandekommt.

In den folgenden Versuchsreihen wurde der Reiz selbst konstant gehalten (Pulsdauer 20 ms, Pulspause 5 ms, Reizdauer 200 ms oder 150 ms) und nur die Reizlatenz variiert, mit welcher der Rechner auf das Männchen antwortete.

Am Beispiel von vier Männchen zeigen die Abbildungen C32 - C35 das Ergebnis: Mit zunehmender Reizlatenz steigen die Werte aller drei Meßgrößen an. Die mittlere Länge eines Rivalengesanges (Verszahl pro Rivalengesang, unterste Kurve) nimmt bis zu einer Reizlatenz von ca. 500 ms kontinuierlich zu. Hier geht die Kurve in eine Sättigung über, d.h. die mittlere Rivalengesangslänge ändert sich nicht mehr. In Abbildung C33 nimmt die Verszahl bei 900 und 1000 ms Reizlatenz geringfügig ab; dies hängt jedoch mit der Auswertemethode zusammen: dann treten nämlich nicht gezählte Doppelantworten auf. Für das vorliegende Problem ist dies jedoch ohne Bedeutung.

In Abbildung C34 sind auch die Mittelwerte der ersten Antwortlatenzen eingetragen, welche Männchen 82/24 bei verschiedenen Reizlatenzen einhielt. Alle Antwortlatenzen liegen in dem für das Rivalisieren üblichen Zeitfenster, unabhängig von der jeweiligen Reizlatenz. Der eigene Singrhythmus des Männchens, d.h. die verfllossene Zeit seit seinem letzten Vers, spielt keine Rolle für den Zeitpunkt seiner Antwort, die immer im typischen Bereich (100 - 300 ms) lag.

Unabhängig von Reizlatenz und Reizdauer hält ein brunneus-Männchen seine Rivalisierlatenz in einem engen Zeitbereich. Man kann deswegen eine Rivalisierantwort als Alles-oder-Nichts-Ereignis auffassen, das, falls es überhaupt erfolgt, in die beschriebene Zeitspanne fällt.

Wie aus den Sättigungskurven ebenfalls hervorgeht, nimmt das Rivalisiervermögen der Männchen mit wachsendem Reizabstand zu. Entgegen früheren Annahmen (WEIH 1951, LOHER 1957) ist für optimales Rivalisieren also kein bestimmter Reizrhythmus entscheidend, sondern eine genügend lange Erholungsphase. Mit größer werdender Reizlatenz nahm sowohl die Gesamtzahl der Verse zu, die ein Männchen sang, als auch der Anteil der Rivalisierantworten an der gesamten Verszahl (die Differenz zwischen Verszahl pro Serie und Zahl kurzer Antwortlatenzen pro Serie nimmt ab). Bei großem Abstand des Reizes antworteten die Männchen fast nur noch mit Rivalisierversen (Näheres in der Diskussion).

Abb. C32 (♂ 81/18)

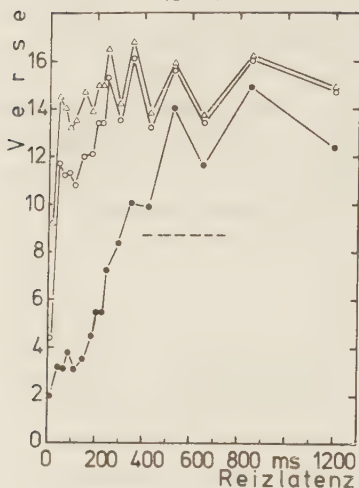


Abb. C33 (♂ 81/11)

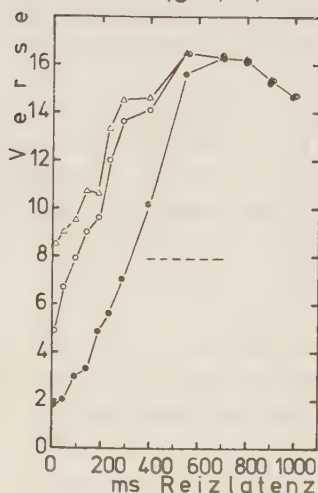


Abb. C34 (♂ 82/24)

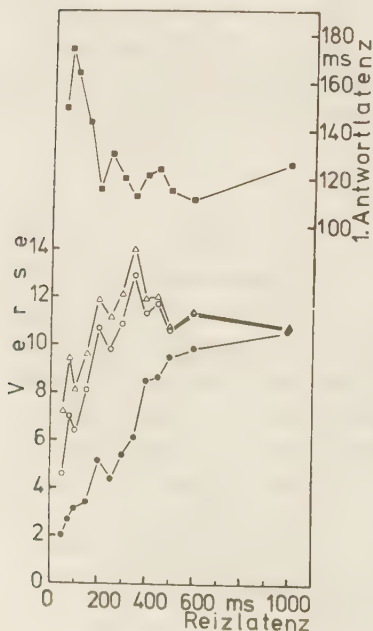


Abb. C35 (♂ 82/25)

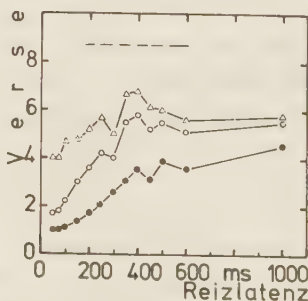


Abb. C32 - C35 Reaktion von vier Männchen auf Schallattrappen, bei welchen nur die Reizlatenz verändert wurde. Versstruktur: 20 ms Puls, 5 ms Pause; Reizdauer 200 ms (C32, C33) bzw. 150 ms (C34, C35). N pro Meßpunkt zwischen 9 und 35.

- - - Mittlere Verszahl im Spontangesang (vermindert um einen Vers)

Meßgrößen: Δ Verse pro Serie,
 $\circ$ Rivalisierende Verse pro Serie
 $\bullet$ Verse pro Rivalengesang
 $\blacksquare$ 1. Antwortlatenz

Der exakte Rhythmus eines brunneus-Rivalengesanges folgt somit aus der großen Präzision, mit der jedes Tier seine charakteristische Antwortlatenz nach einem Vers des anderen Männchens einhält, wobei jedes Versende der Trigger für den Antwortvers des Partners ist.

III.3 Auswirkung des Rivalisierens auf die weitere Gesangsaktivität eines Männchens

Die bisher besprochenen Experimente galten dem Ablauf eines einzelnen Rivalengesanges. Für die Interpretation seiner biologischen Funktion war nun die Frage interessant, wie sich die Ausführung eines Rivalengesanges auf das weitere Spontansingverhalten (a) und auf das Rivalisierverhalten (b) auswirkt.

a) Zunächst untersuchte ich die Frage, ob das Rivalisieren den Spontansingrhythmus beeinflusst, d.h. die Pausen zwischen den Gesängen des Männchens verändert.

In einem Dauereperiment wechselten lange Spontansingphasen (in welchen der Rechner also still blieb) mit Rivalisierphasen ab, in welchen der Rechner jeden Vers des Tieres mit einem Reiz beantwortete. Auch in den Rivalisierphasen wartete der Rechner immer, bis das Tier spontan zu singen begann und antwortete dann auf jeden Vers. Das Experiment lieferte mit- hin sowohl Gesangspausen zwischen Spontangesängen als auch solche zwischen - spontan begonnenen - Rivalisierserien.

In Abbildung C36 (a, b) sind diese Gesangspausen für ein Männchen dargestellt. Die Abbildungen a und b enthalten die Daten von zwei Versuchstagen. Die Gesangspausen zwischen Spontangesängen (hell) unterscheiden sich nicht von denjenigen zwischen Rivalisierserien (schraffiert). Für den Spontansingrhythmus des Männchens war es also völlig belanglos, ob es spontan bis zum Ende eines Spontangesanges oder ob es rivalisierend bis zur "Erschöpfung" gesungen hatte: nach einer im Mittel gleichlangen Gesangspause begann es erneut spontan zu singen.

Die Verteilungen der Gesangspausen variieren nur wenig an zwei verschiedenen Tagen (a, b). Auch für die Verszahlen der Spontangesänge gilt dies (c, d hell): im Mittel sang das Männchen an beiden Tagen annähernd gleich viele Verse pro Spontangesang. Ganz anders verhält es sich mit den Verszahlen pro Rivalisiererserie: einmal waren sie etwa so groß wie die Spontanverszahl (c), am zweiten Versuchstag erreichten sie doppelt so hohe Werte (d).

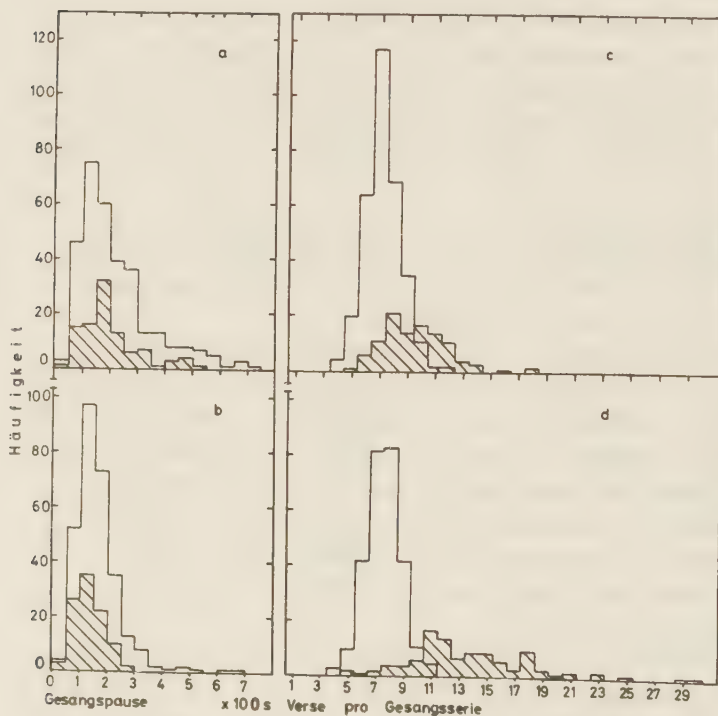


Abb. C36 Variabilität der Gesangspausen (hell: zwischen zwei Spontangesängen, schraffiert: zwischen zwei Rivalisiererserien) und der Verszahl pro Serie von Männchen 82/27 an verschiedenen Tagen.
 a, b: Die Gesangspausen - sowohl zwischen Rivalisiererserien als auch zwischen Spontangesängen - variieren sehr geringfügig.
 c, d: Während die Verszahl im Spontangesang kaum verändert ist (hell; c: $M = 7.2 \pm 1.3$ Verse, $N = 324$; d: $M = 7.5 \pm 1.3$ Verse, $N = 278$), variiert die Verszahl pro Rivalisiererserie beträchtlich (schraffiert; c: $M = 9.6 \pm 2.3$ Verse, $N = 104$; d: $M = 13.7 \pm 4.5$ Verse, $N = 105$; im t-Test auf dem 0,1 %-Niveau verschieden).

Die unterschiedliche Variabilität von Spontan- und Rivalisierungsverszahl deutet darauf hin, daß den beiden Verhaltensweisen verschiedene innere Zustände zugrundeliegen. (Auf das Verhältnis von Spontangesang zu Rivalengesang komme ich im nächsten Kapitel zurück). Die gleichbleibende Gesangspause nach Spontangesang oder Rivalengesang zeigt, daß sich das Rivalisieren nicht auf den Spontansingrhythmus auswirkt.

b) Um die Frage beantworten zu können, ob das Rivalisierungsvermögen durch einen vorausgegangenen Rivalengesang vermindert wird, mußte die Fähigkeit zum Rivalisieren unmittelbar nach einem Rivalengesang gemessen werden. Für diese Aufgabe war ein weiterer Experimenttyp nötig.

Der Rechner begann von sich aus, dem Versuchstier Reize vorzuspielen (Der Reiztyp blieb konstant: Pulsdauer 20 ms, Pulspause 5 ms, Reizdauer 150 ms, Reizlatenz 300 ms). Sie folgten im Abstand von drei Sekunden aufeinander. Sobald das Tier zu singen begann, antwortete der Rechner nach 300 ms und es konnte sich ein Rivalengesang entwickeln; hörte das Versuchstier auf zu antworten, so blieb auch der Rechner still. Nach einer Zeit Δt , die zwischen 10 und 400 Sekunden variiert wurde, begann der Rechner erneut, Reize vorzuspielen. Die Ruhepausen Δt wurden in zufälliger Reihenfolge dargeboten. Um die durch Abbildung C36 angedeutete Beziehung zwischen Spontan- und Rivalisierungsverhalten zu überprüfen, wurde dem Versuchstier in bestimmten Zeitabständen erlaubt, spontan zu singen. Genau 45 Sekunden nach Ende des Spontangesanges begann der Rechner wieder, Reize vorzuspielen.

Die Ergebnisse solcher Experimente zeigt für Männchen 82/40 die Abbildung C37. Über der Ruhepause Δt , nach welcher der Rechner wieder zu reizen begann, ist die jeweils mittlere Verszahl aufgetragen, die das Männchen zu dieser Zeit sang. Das Rivalisierungsvermögen des Männchens stand kurz nach vorausgegangenem Rivalengesang auf einem Tiefpunkt, stieg mit wachsender Ruhepause langsam an und ging nach einer Erholungspause von etwa 200 Sekunden in eine Sättigung über.

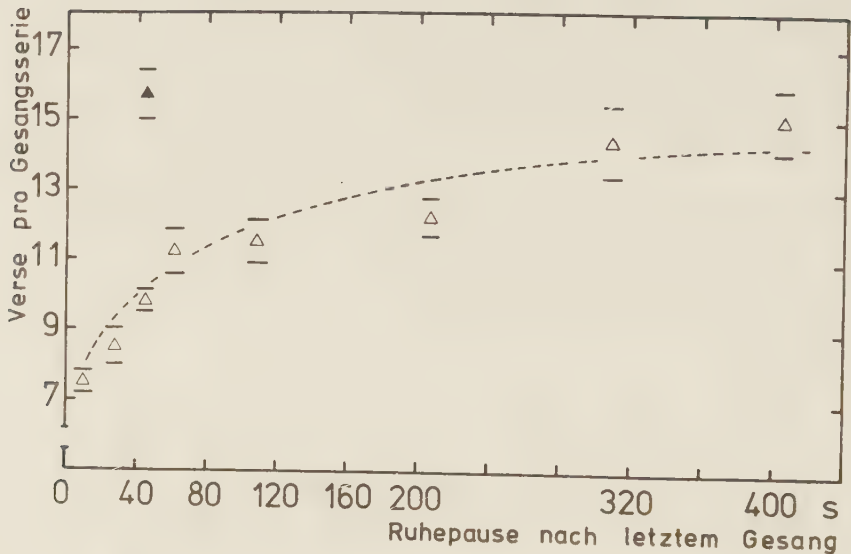


Abb. C37 Nach Ende eines Rivalengesanges wartete der Rechner eine Zeit Δt ab ("Ruhepause") und begann dann zu reizen. Je kürzer die Ruhepause war, desto weniger Verse konnte Männchen 82/40 singen (— die Balken gebenden Fehler des Mittelwertes an). 45 Sekunden nach einem Spontangesang (▲) konnte das Männchen seine maximale Verszahl singen. N pro Meßpunkt zwischen 52 und 167.

Das Experiment lieferte einen weiteren Hinweis auf die Eigenständigkeit von Rivalisier- und Spontansingbereitschaft. Reizte der Rechner zu einer Zeit $t = 45$ Sekunden nach einem Spontangesang, bei der das Männchen nach einem Rivalengesang noch in der Erholungsphase gewesen wäre, so sang das Tier die maximale Verszahl. Während sich also ein Spontangesang auf die Fähigkeit eines Männchens, kurz nach dem Gesang zu rivalisieren, überhaupt nicht auswirkt, reduziert ein Rivalengesang die Rivalisierfähigkeit eines Männchens in der nachfolgenden Zeit.

IV. Zur Beziehung zwischen Spontangesang und Rivalengesang

Die bisherigen Ergebnisse enthalten schon einige Hinweise auf Zusammenhänge zwischen Spontan- und Rivalisierverhalten. Weitere Experimente sollten die beiden Verhaltensweisen in direkter Aufeinanderfolge hervorbringen.

Die in den typischen Rivalisierserien auftretenden Versabstände waren eindeutig zuzuordnen: entweder dem Rivalisier- oder dem Spontansingverhalten. Traten auch Versabstände zwischen den typischen Rivalisier- und Spontanversabständen auf? Hierzu bespreche ich zunächst zwei Experimente, bei welchen das Tier spontan beginnen durfte.

Experiment 1:

Das Versuchstier durfte fünfmal spontan singen, dann antwortete der Rechner mit einem Reiz. Auch die nächsten drei Tierversen wurden mit je einem Reiz beantwortet, anschließend blieb der Rechner still, und das Männchen konnte ungestört weitersingen. In bestimmten Zeitabständen durfte das Tier seinen Spontangesang ungestört aussingen, der Rechner blieb still.

Am Beispiel von vier typischen Einzelkurven des Männchens 82/24 zeigt Abb. C38 das Ergebnis solcher Experimente.

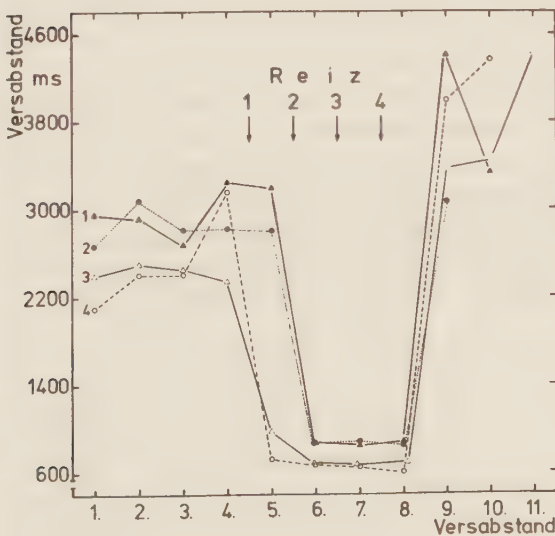


Abb. C38 Jeder Kurvenzug gibt eine einzelne Versfolge wieder, die Männchen 82/24 sang. Auf jeweils vier "spontane" Versabstände folgen die Reaktionen auf vier Reizverse, anschließend durfte das Männchen alleine weitersingen.

In den Sequenzen 3 und 4 reagierte das Männchen vom ersten Reiz an rivalisierend, erkennbar am typischen Rivalisierungsabstand. Jeder Reiz wurde beantwortet, anschließend folgten einige Verse im typischen Abstand der Spontanverse. Die Sequenzen 1 und 2 unterscheiden sich nur darin von 3 und 4, daß das Männchen hier auf den ersten Reiz noch nicht reagierte. In allen Fällen jedoch sang es nicht nach einer intermediären Zeit, sondern entweder mit typischem Spontan- oder mit Rivalisierungsabstand. Während hier keine Zwischenzeiten auftraten, führte folgendes Experiment zu einem anderen Ergebnis:

Experiment 2:

Der Rechner reagierte auf drei verschiedene Weisen:

- Das Versuchstier begann spontan zu singen und der Rechner beantwortete die ersten drei Verse des Männchens, dann durfte es ungestört weitersingen.
- Das Männchen begann wieder spontan, aber jeder Tiervers wurde vom Rechner beantwortet, d.h. der Rechner rivalisierte bis zur "Erschöpfung" des Männchens.
- Das Männchen durfte seinen Spontangesang ungestört beenden.

Das Ergebnis eines solchen Versuches zeigt für Männchen 82/40 die Abbildung C39 (Die reinen Rivalisierungsreihen sind nicht abgebildet). Aufgetragen sind die gemittelten Versabstände von Spontangesängen aus sechs, sieben oder acht Versen und von "Mischsequenzen", bei welchen das Männchen spontan begonnen hatte, dann dreimal rivalisiert und anschließend einige Spontanverse angeschlossen hatte. Auch in diesen gemischten Versfolgen hatte das Männchen sechs, sieben oder acht Verse gesungen. Die drei Reize brachten das spontan beginnende Männchen nicht nur zum Rivalisieren, sondern sie wirkten auch in den darauffolgenden Spontanversen nach: diese wurden in kürzeren Abständen gesungen als ohne Reizung.

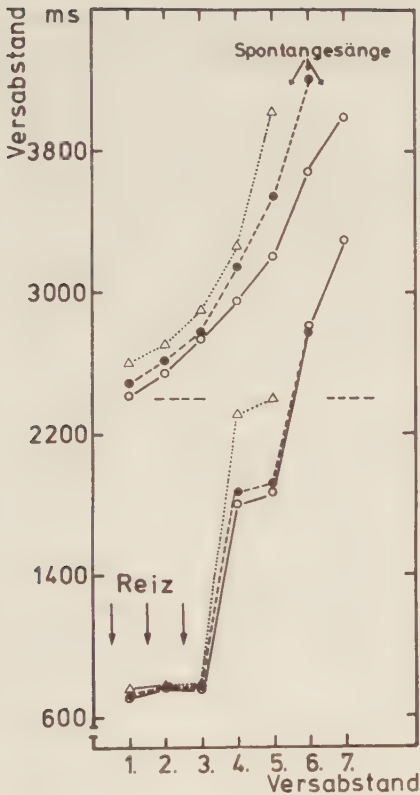


Abb. C39 Vergleich von Spontangesängen und Versfolgen entsprechender Verszahl (Δ 6, $\bullet$ 7, $\circ$ 8 Verse pro Gesang), bei welchen Männchen 82/40 zuerst dreimal rivalisierte und anschließend frei weitersingen durfte. In diesem Fall zeigt sich eine Nachwirkung der Reize an den verkürzten Versabständen, die auf das Rivalisieren folgten. Jeder Punkt ist gemittelt aus 10 bis 31 Werten.

- - - Beginn des "Spontan"-Zeitbereiches

Während in den soeben beschriebenen Experimenten das Männchen immer spontan zu singen begonnen hatte, mußte es beim folgenden Versuchsaufbau zuerst rivalisieren.

Experiment 3:

Das Männchen durfte zunächst einige Spontangesänge ungestört aussingen, der Rechner blieb still. Dann fing er an, jeweils zu einer Zeit Δt nach dem letzten Tiervers einen Reizvers vorzuspielen (Δt betrug 10, 20 oder 30 Sekunden und wurde für längere Zeit konstant gehalten).

Häufig löste der Reizvers eine Rivalisierantwort aus und sogar noch mehr, wie dies Abb. C40 zeigt. Hier sind einzelne Versfolgen aufgetragen, die bei Männchen 81/18 durch jeweils einen Reizvers ausgelöst wurden. Der größeren Übersichtlichkeit wegen sind die Kurven seitlich gegeneinander versetzt gezeichnet. Der erste Punkt einer Kurve gibt je-

weils die Rivalisierlatenz des Tieres auf den Reiz an, alle weiteren Punkte sind Pausen zwischen den folgenden Tierverhalten.

Es muß betont werden, daß die abgebildeten Kurven keinesfalls das übliche Verhalten der brunneus-Männchen wiedergeben, sondern eine Folge der besonderen Erregung sind, welche die in größeren Abständen (10, 20 oder 30 Sekunden) regelmäßig wiederkehrenden Reize in den Tieren verursachten. Die Reaktionen geben jedoch einige für die Diskussion sehr wichtige Hinweise.

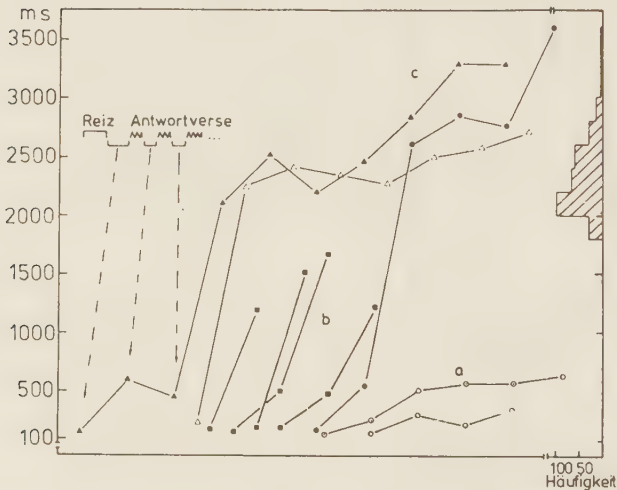


Abb. C40 Jeder Kurvenzug gibt eine einzelne Versfolge wieder, die bei Männchen 81/18 durch einen einzelnen Reiz ausgelöst wurde. Nach jeder Versfolge blieb das Männchen still. Der besseren Übersicht wegen sind die Kurvenzüge seitlich versetzt eingezeichnet.
a) Das Männchen sang mehrere Verse in Rivalisierabstand
b) Eine Verspause reicht bis an den Zeitbereich des Spontangesanges
c) Nach einigen Rivalisierungsversen folgten Verse im Zeitbereich des Spontangesanges. Dieser ist wiedergegeben durch die Verteilung der Verspausen im Spontangesang des Männchens (schraffiert).

Zwei Fälle lassen sich unterscheiden:

1. Der Reiz löste eine bis drei kurze Antwortlatenzen aus (siehe unten), an welche sich einige Verspausen im Spontanbereich anschlossen (c in Abb. C40). Infolge großer Erregung hatte das Männchen mehrmals mit Rivalisierabstand gesungen (d.h. so, als ob ihm ein zweites Männchen geantwortet hätte, siehe unten) und ließ dann Verse im Spontanabstand folgen. Zum Vergleich wurde die Verteilung der Verspausen in Spontangesängen dieses Männchens in Abb. C40 mitaufgenommen (schraffiert). Die Reizwirkung zeigte sich hier sowohl in wiederholten Rivalisierversen als auch darin, daß das Männchen Verse mit für den Spontangesang typischem Abstand sang, obwohl es selbst gar nicht spontan begonnen hatte, sondern die ganze Sequenz durch einen Reiz ausgelöst worden war. Der Reiz führte nicht zu intermediären Versabständen.

Hinsichtlich solcher "Zwischenzeiten" brachten die beschriebenen Versuche zwei Ergebnisse. Im ersten und im letzten Experiment bewirkten die Reize kaum eine Verkürzung nachfolgender Versabstände. Dies könnte damit zusammenhängen, daß in beiden Experimenten die Spontansingbereitschaft nicht groß war. In einem Fall hatte das Männchen schon 9 Verse gesungen (hierzu siehe unten), im anderen Fall hatte es gar nicht spontan gesungen, die Bereitschaft war unerschwellig. Im Gegensatz dazu trafen die Reize im Experiment 2 auf eine hohe Spontansingbereitschaft. Hier bewirkten sie eine deutlich beschleunigte Versabfolge. Näheres in der Diskussion (Kap. DI.3).

2. Bei starker Erregung durch den Reiz sang das Männchen nach einer kurzen Antwortlatenz (= Rivalisierlatenz) einen weiteren Vers in Rivalisierabstand (ohne auslösenden Reiz!). Dies war der häufigste Fall vermehrter Rivalisierantworten, es kam jedoch vor, daß bis zu sechs solcher Kurzabstände aufeinanderfolgten. Dies geben die mit a bezeichneten Kurven in Abb. C40 wieder. Den Zeitbereich solcher kurzer Verspausen zeigt Abb. C41. Der Gipfel der Verteilung liegt bei 400 - 500 ms, dies entspricht der Verspause zwischen den Versen eines Sängers im natürlichen Rivalengesang. Die Erregung durch den Reiz war offenbar so stark, daß das Männchen weitere Rivalisierverse erzeugte. Manchmal reichten solche Verspausen (b in Abb. C40)

bis an den Zeitbereich der Pausen im Spontangesang heran. Obwohl das Männchen frei singen durfte, blieb es nach solchen Intervallen jedoch still bis zum nächsten Reiz, d.h. die Spontansingbereitschaft war vermutlich sehr klein.

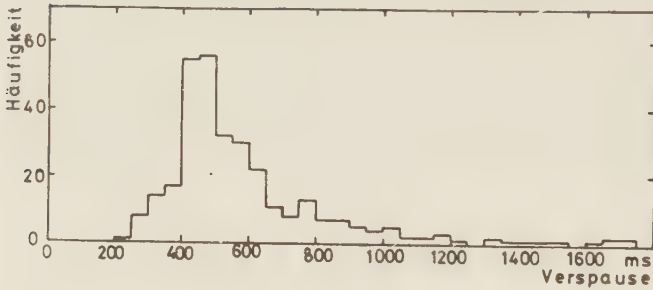


Abb. C41 Verspausen, die auf eine kurze Antwortlatenz folgten. (♂81/18)

Neben den Versabständen solcher "Mischsequenzen" ergab auch der Vergleich der mittleren Verszahlen zusätzliche Hinweise. In den Experimenten 1 und 2 durfte das Versuchstier immer spontan beginnen. Wieviele Verse würde es singen, wenn es zwischendurch zum Rivalisieren gezwungen wird? Abb. C42 zeigt das Ergebnis von Experiment 1. Die Mischsequenzen aus Spontan- und Rivalisierungsversen enthielten im Mittel ebensoviele Verse wie die reinen Spontangesänge.

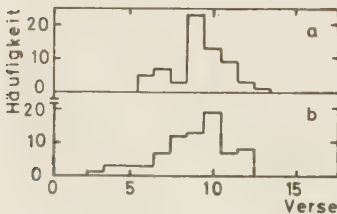


Abb. C42 a: Verteilung der Verse pro Gesangsreihe, bei welcher das Männchen zunächst fünf mal spontan sang, dann vier mal rivalisierte und anschließend frei weitersingen durfte. Es sang dabei ebensoviele Verse wie im reinen Spontangesang (b).

Die erzwungenen Rivalisierungsverse vergrößerten also die Verszahl der Mischsequenz nicht, obwohl das Männchen rivalisierend weit mehr Verse hätte singen können. Dies zeigte Experiment 2. In Abb. C43 sind zusätzlich die Verszahlen der Rivalisierungsreihen aufgenommen. Sie weisen das Männchen als "guten Rivalisierer" aus. Dennoch sang es in den Mischsequenzen nur die Anzahl an Versen, die es auch im Spontangesang erzeugte.

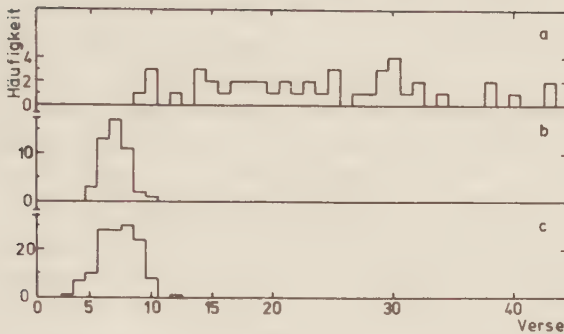


Abb. C43 Verteilungen der Verszahlen, welche Männchen 82/40 im Spontangesang (c), in einer Rivalisierserie (a) und in einer gemischten Versfolge (b) einhielt, bei welcher das Männchen drei mal rivalisierte und anschließend alleine weitersingen durfte. Wie die Lage der Verteilungen zeigt (b,c), sang das Männchen nach dem Rivalisieren nur noch so viele Verse, wie zum Erreichen der Verszahl des Spontangesanges nötig waren.

Die Ergebnisse belegen zwei Verknüpfungen des Spontansingens mit dem Rivalisieren:

- Ein Männchen singt in einem "Mischgesang", der aus Rivalisierantworten und Versen im Spontanbereich besteht, ebensoviele Verse wie in einem Spontangesang. Es ist daher anzunehmen, daß ein Rivalisiervers die Spontansingbereitschaft in gleicher Weise vermindert wie ein Spontanvers. Damit steht auch in Einklang, daß durch einen Rivalengesang die Spontansingbereitschaft ebenso stark verringert wird wie durch einen Spontangesang: Nach beiden Gesängen hält das Tier eine im Mittel gleichlange Ruhepause ein (siehe Abb. C36).

- Reize lösen nicht nur die Rivalisierreaktion aus, sondern sie können auch - allerdings nur in besonderen Situationen - das Spontansingen beeinflussen. Wird ein spontan singendes Männchen zum Rivalisieren gezwungen, so können u.U. die Reize im Männchen nachwirken: die anschließenden Verse folgen schneller aufeinander. Reize können sogar das Verhalten auslösen, das sonst nur spontan erfolgt: ein zum Rivalisieren gezwungenes Männchen sang anschließend Verse in Spontanabstand, obwohl es vorher still gewesen war.

Das zum Rivalisieren gehörende afferente System muß also auch mit der Spontansingsteuerung verkoppelt sein (siehe Diskussion).

V. Erkennung der Geschlechter

V.1 Einführung

Eine wesentliche Aufgabe der akustischen Kommunikation bei Heuschrecken ist die Zusammenführung von Männchen und Weibchen einer Art. Letztere sorgen dabei für die Artabgrenzung, indem sie nur auf arteigenen Gesang reagieren: bei vielen Arten der Unterfamilie Gomphocerinae antworten die Weibchen mit eigenen Stridulationslauten. Dieser Antwortgesang des Weibchens unterscheidet sich bei den meisten Arten in genügendem Maß vom Gesang der Männchen, sodaß diese erkennen können, ob ihnen nun ein Weibchen geantwortet oder ob ein anderes Männchen gesungen hat.

Bei Freilandbeobachtungen an Ch. brunneus kann man sich zuweilen des Eindrucks nicht erwehren, diese Art habe Schwierigkeiten damit, Männchen von Weibchen zu unterscheiden. Mehrfach sah ich folgenden Ablauf: Zwei Männchen sprangen erregt wechselsingend aufeinander zu, zumindest ein Männchen konnte dabei zu leisem Werbesingen übergehen. Die Männchen trafen aufeinander, es folgte ein Aufsprungversuch eines Männchens, das jedoch abgeschüttelt wurde, anschließend kam es häufig zu heftigem Rivalisieren. Aufspringen, Abschütteln und Rivalisieren wiederholten sich bisweilen. Solches anscheinend unsinnige Verhalten drängt zu der Frage, wie sicher ein brunneus-Männchen ein Weibchen erkennen kann, und ob der geäußerte Rivalengesang dabei eine Rolle spielt.

Für die Untersuchung dieser Frage mußte zunächst ein Kriterium gefunden werden, womit die Reaktion des Männchens auf den Antwortvers eines Weibchens eindeutig von derjenigen auf ein anderes Männchen unterschieden werden konnte. Dazu stellte ich Tonaufnahmen von Männchen-Weibchen-Wechselgesängen her. Ein Männchen zeigte deutlich, ob es ein Weibchen vermutete oder nicht: hörte es nämlich ein Weibchen singen, so drehte es sich sofort in Richtung zum Weibchen und sang dann selbst. Die Erregung zeigte sich außerdem in suchendem Umherlaufen. Im Gegensatz zu dieser ausgeprägten Körperreaktion blieb das Männchen stets sitzen und sang

ohne Drehung, wenn es rivalisierte, also auf ein Männchen antwortete. Alleine schon die Drehung vor dem Antwortvers führt zu dessen Verzögerung. Die Antwortlatenz des Männchens auf einen Weibchenvers ist deutlich größer als eine Rivalisierlatenz, jedoch kürzer als eine Spontanlatenz (siehe Abbildung C2). Abbildung C44 gibt die Latenzen an, die verschiedene Männchen im Wechselgesang mit einem Weibchen nach dessen Vers einhielten. Es kamen zwar einige Latenzen im Rivalisierbereich vor, die große Mehrzahl lag jedoch zwischen 300 und 1200 ms. Eine Latenz in diesem Zeitbereich, die das Männchen nach einem Weibchenvers singt, nenne ich im folgenden Werbelatenz.

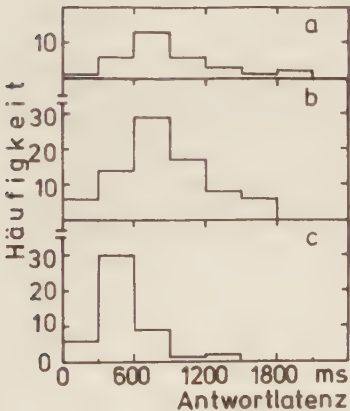


Abb. C44 Antwortlatenzen dreier Männchen jeweils im Wechselgesang mit einem Weibchen.
a) Männchen 82/31
b) Männchen 82/25
c) Männchen 82/27

Mit Hilfe der Antwortlatenzen als Unterscheidungskriterium untersuchte ich nun die Bedeutung einzelner Parameter des Weibchenverses für den Erkennungsvorgang beim Männchen.

Wie schon LOHER (1957) berichtet hat, darf ein Signal, welches den "respondierenden Gesang" (von mir als Werbe- gesang bezeichnet) auslösen soll, die "Lautheitsgrenze von 45 - 50 db" nicht überschreiten. Auch die geringere Schallstärke natürlicher Weibchenverse legt nahe, in der Intensität einen unterscheidenden Parameter zu sehen. Deshalb untersuchte ich zunächst die Schallintensität.

V.2 Bedeutung der Lautstärke

In Vorversuchen spielte ich einem Männchen natürliche Weibchenverse vom Tonband vor und registrierte seine Antwort mittels eines zweiten Tonbandgerätes. Der Weibchenvers wurde dabei mit vier verschiedenen Schallstärken, von 44 db SPL bis 62 db SPL, dargeboten. Es zeigte sich, daß der Vers umso deutlicher als Weibchenvers beantwortet wurde, je leiser er wurde. Abbildung C45 gibt dies wieder. Aufgetragen sind die Latenzen von Männchen 82/31 auf Weibchenverse unterschiedlicher Lautstärke. Diese nimmt von a nach d ab. Während bei 62 db SPL fast alle Latenzen im Rivalisierbereich lagen, antwortete das Männchen auf 44 db-Verse fast nur mit Werbe-latenzen im Bereich von 300 - 1200 ms.

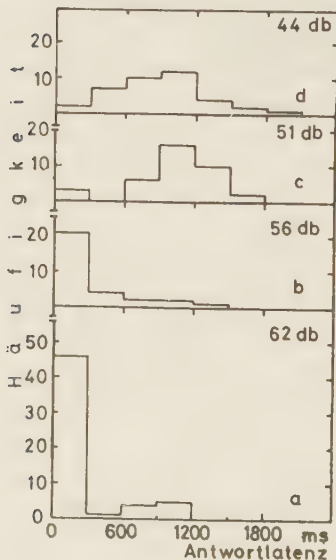


Abb. C45 Antwortlatenzen, die Männchen 82/31 auf (vom Tonband vorgespielte) Weibchenverse unterschiedlicher Schallstärke einhielt. Mit wachsender Schallstärke wurden die Weibchenverse immer häufiger wie Männchenverse beantwortet.

Ein Kontrollversuch zeigte, daß die Lautstärke natürlich nur ein Parameter ist, der vom Männchen ausgewertet wird: ebenfalls mit 44 db Schallstärke dargebotene Verse eines (Männchen-)Spontangesanges wurden vorwiegend wie Männchenverse beantwortet. Abbildung C46 gibt hierfür ein Beispiel. Der größte Teil der Antworten lag im Rivalisierbereich.

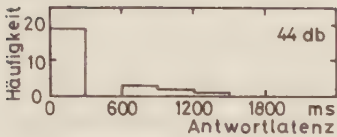


Abb. C46 Antwortlatenzen von Männchen 82/31 auf Spontanverse bei 44 db SPL. Die Mehrzahl der Verse wird wie Männchenverse beantwortet.

Der Weibchenvers mußte also weitere für das Männchen wichtige Parameter enthalten. Hierzu lieferten Versuche, bei welchen ich den Männchen Verse eines Spontangesanges bei ca. 48 db SPL vorspielte weitere Hinweise:

- a) Spielte man dem Männchen einige Spontanverse vor, so beantwortete es diese mit Rivalisierlatenzen, blieb dabei jedoch ruhig sitzen. Ließ man jetzt einen einzigen Weibchenvers (bei 48 db SPL) ertönen, so drehte sich das Männchen blitzartig herum und antwortete erst nach der Drehung, d.h. mit langer Latenz. Dies bedeutet, daß der Weibchenvers alle Informationen enthielt, um als solcher erkannt zu werden.
- b) Ließ man nun auf die beschriebene Sequenz wieder Spontanverse folgen, so wurden diese ebenfalls als Weibchenverse interpretiert, das Männchen suchte erregt weiter. Eine einmal erregte "Werbe-Motivation" wirkte nun offenbar noch nach.
- c) Wie in Fall a bekam das Männchen Spontanverse vorgespielt, die es ruhig sitzenbleibend mit Rivalisierlatenzen beantwortete. Ein weiterer Spontanvers konnte manchmal - ohne zunächst ersichtlichen Grund - plötzlich die Reaktion auf Weibchenvers auslösen: das Männchen drehte und suchte erregt herum. Der einzige Unterschied, den ich herausfand, lag im Abstand vom vorhergegangenen Vers des Männchens: Da das Tonbandgerät von Hand gesteuert wurde, konnte dieser Abstand nicht genau eingestellt werden. Daraus ergab sich die Fragestellung für ein Experiment mit dem Rechner: welche Bedeutung hat der Abstand eines Verses vom Vers des Männchens für die Unterscheidung der Geschlechter?

Bevor dieser Frage jedoch nachgegangen werden konnte, mußte der Vers selbst untersucht werden.

V.3 Bedeutung der Anstiegsflanke

Die oben beschriebenen Versuche hatten gezeigt, daß ein natürlicher Weibchenvers neben Schallstärke und Abstand Merkmale enthält, die den AAM des Männchens für Weibchenverse anspricht.

Wie D. und O. von HELVERSEN (1983) bei Ch. biguttulus fanden, wird eine Lautattrappe umso stärker wie ein Weibchenvers beantwortet, je flacher die Anstiegsflanken werden. Ich prüfte dies bei Ch. brunneus nach und wählte dazu folgenden Reizaufbau: Ein stets 400 ms dauernder Reizvers bestand aus symmetrischen Pulsen, die jeweils nach der Anstiegszeit t_a den maximalen Schallpegel von ca. 46 db SPL erreichten und ebenfalls nach t_a wieder auf 0 db SPL abfielen. Die Pulse waren getrennt durch eine konstante Pause von 2 ms (siehe Methode). Die Reizlatenz betrug 600 ms. Dieser Wert entspricht der Latenz, die ein Weibchen nach einem Männchenvers einhält (Abb. C47).



Abb. C47 zeigt die Verteilung der Antwortlatenzen, welche ein Weibchen im Wechselgesang mit einem Männchen einhielt.

Versuchsablauf:

Das Männchen durfte spontan beginnen, der Rechner antwortete auf jeden Vers des Tieres, bis dieses still blieb. Beim nächsten Spontanbeginn durfte das Männchen ungestört aussingen; begann es dann wieder zu singen, so antwortete der Rechner mit einem anderen Reiztyp.

Variiert wurde nun die Anstiegszeit t_a und damit allerdings auch die Pulsdauer, d.h. Reize verschiedener Anstiegszeiten waren aus unterschiedlich vielen Pulsen aufgebaut. Zur Beschreibung der folgenden Experimente benutze ich zwar die Anstiegszeit t_a als variierten Parameter, es muß jedoch bedacht werden, daß mit jeder Anstiegszeit auch eine bestimmte Pulsdauer verknüpft ist (die allerdings nicht genau anzugeben ist, da die Hörschwelle der Versuchstiere nicht gemessen wurde, siehe Methode).

Auch bei Ch. brunneus zeigte sich, daß ein Reiz umso stärker wie ein Weibchenvers wirkte, je flacher die Pulsflanken verliefen. Dies zeigen für zwei Männchen die Abbildungen C48 und C49. Aufgetragen sind jeweils die Antwortlatenzen auf Reize unterschiedlicher Anstiegszeit. Diese variierte von 2 ms (e) bis 8 ms (b). Zum Vergleich mit den Pausen der Männchen im Spontangesang gibt ein Pfeil jeweils an, wo der Zeitbereich dieser Pausen beginnt. Im Werbegesang sind die Pausen zwischen den Versen des Männchens kürzer als im Spontangesang, liegen also links des Pfeiles. Bei der Anstiegsdauer 8 ms (b) war der Anteil der Werbelatenzen am größten. Neben der Latenz zeigte auch die Ortsreaktion der Männchen im Thermostaten, daß sie diese Lautattrappe für einen Weibchengesang hielten: sie liefen suchend im Käfig umher, was sie nie taten, wenn sie rivalisierten. Für die weiteren Versuche wurde immer die Lautattrappe mit 8 ms Anstiegsdauer und 400 ms Reizdauer benutzt. Es ist jedoch zu beachten, daß bei einer angenommenen Hörschwelle von 34 db SPL die effektive Pulsdauer nicht 16 ms, sondern nur etwa 4 ms und entsprechend die Pulspausen nicht 2 ms, sondern 14 ms betrugen.

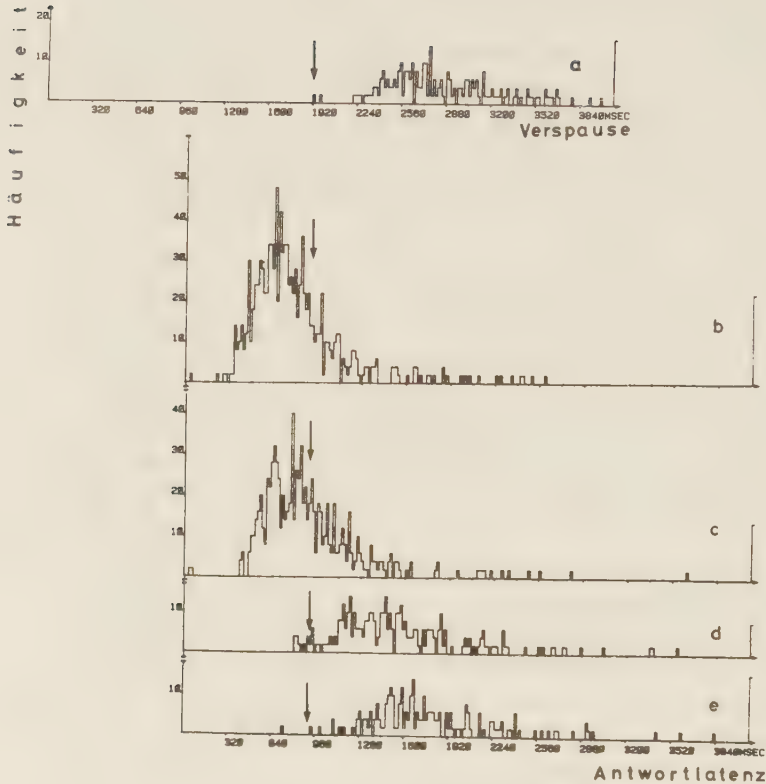


Abb. C48

Reaktion von Männchen 82/33 auf Schallattrappen unterschiedlich steiler Pulsflanken. Die Zeitachsen sind jeweils um Reizdauer + Reizlatenz gegenüber den Verspausen des Spontangesanges verschoben, sodaß alle Spontanzeitbereiche auf einer Linie beginnen (Pfeile). Die Zeitskalen der Antwortlatenzen beginnen jeweils am Reizende.

a) Verspausen im Spontangesang

b bis e) Antwortlatenzen auf Reize verschiedener Anstiegsdauer der Pulse

(konstant: Reizlatenz 600 ms und Reizdauer 400 ms)

Anstiegsdauer: b 8 ms; c 6 ms; d 4 ms; e 2 ms

Mit zunehmender Anstiegsdauer der Pulse nimmt die Zahl solcher Antwortlatenzen zu, die gegenüber dem Spontanzeitbereich verkürzt sind.

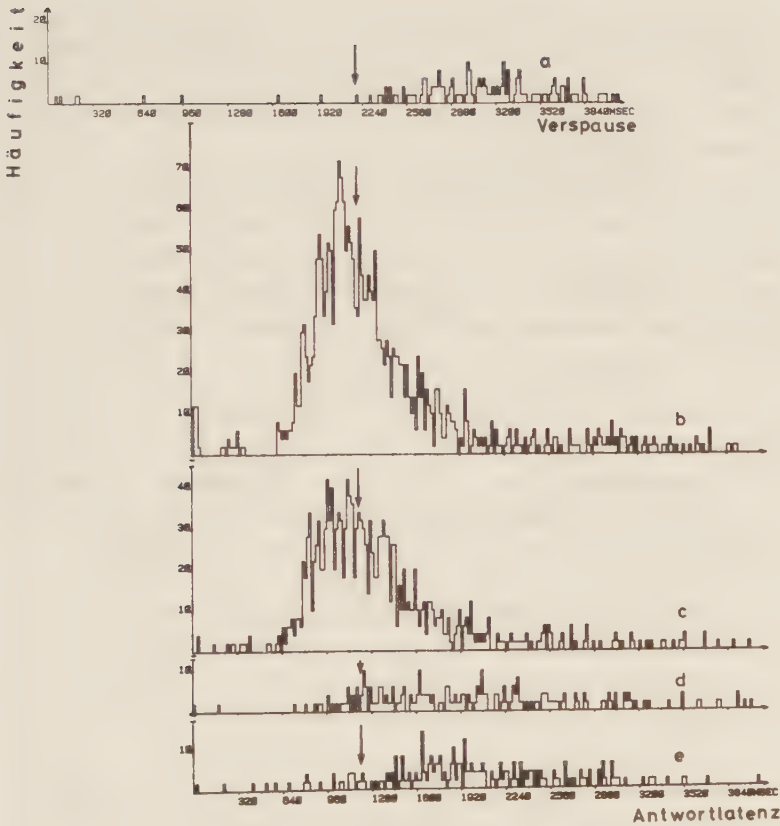


Abb. C49

Reaktion von Männchen 82/40 auf Schallattrappen unterschiedlich steiler Pulsflanken.

Zur Verschiebung der Zeitachsen siehe Abb. C48.

a) Verspausen im Spontangesang

b bis e) Antwortlatenzen auf Reize verschiedener

Anstiegsdauer:

b 8 ms; c 6 ms; d 4 ms; e 2 ms

(konstant: Reizlatenz 600 ms und Reizdauer 400 ms)

Mit zunehmender Anstiegsdauer der Pulse nimmt die Zahl solcher Antwortlatenzen zu, die gegenüber dem Spontanzeitbereich verkürzt sind.

V.4 Bedeutung der Reizlatenz für das Erkennen des Weibchenverses

Nachdem eine wirksame Weibchenlautattrappe gefunden war, konnte nun untersucht werden, wie sich die Reizlatenz, also der Abstand des Reizverses vom vorausgegangenen Tiervers, auf das Männchen auswirkte. Folgendes Experiment sollte dies klären:

Der Rechner bot abwechselnd vier Reiztypen dar: zwei Männchenreize (Pulspause 12 ms, Reizdauer 192 ms, Pulsdauer 20 ms), die sich nur in der Reizlatenz unterschieden (200 ms und 600 ms) sowie zwei Weibchenreize (8 ms Anstiegszeit, Reizdauer 400 ms), ebenfalls mit den Reizlatenzen 200 ms bzw. 600 ms. Alle Reiztypen wurden in gleicher Häufigkeit wiederholt.

Als Beispiel für das Ergebnis solcher Experimente sind wieder die Verteilungen der Antwortlatenzen eines Männchens auf die beschriebenen Reize aufgetragen (Abbildung C 50). Bei den Männchenreizen spielte die Reizlatenz nur insofern eine Rolle, als der Anteil der Rivalisierantworten mit grösserer Reizlatenz zunahm. Die Männchen rivalisierten oder sangen spontan - die wenigen verkürzten Spontanlatenzen können vernachlässigt werden. Die Verszahl pro Gesangsserie war unabhängig von der Reizlatenz annähernd gleich groß.

Ganz anders der Weibchenvers: seine Wirksamkeit stieg mit der Reizlatenz. Sowohl die Anzahl der Werbelatenzen als auch die Gesamtantwortzahl lagen deutlich höher bei größerem Reizabstand.

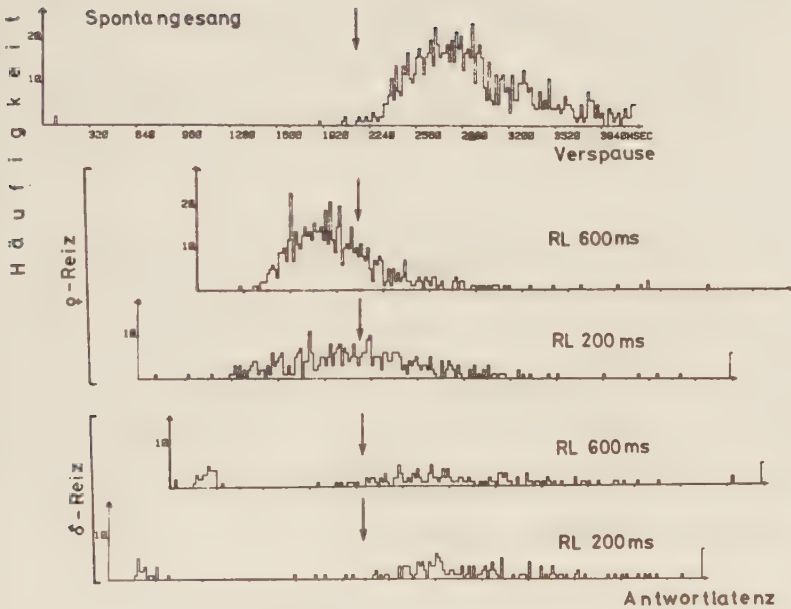


Abb. C50 Reaktion von Männchen 82/33 auf Männchen- und Weibchenschallattrappen bei zwei verschiedenen Reizlatenzen (RL).

Zur Verschiebung der Zeitachsen siehe Abb. C48.

Weibchenlautattrappe: 400 ms Dauer

Männchenlautattrappe: 192 ms Dauer, Versmuster: 20 ms Puls, 12 ms
Pulspause

Bei den Männchenlautattrappen treten praktisch keine gegenüber dem Spontanzeitbereich verkürzten "langen Antwortlatenzen" auf, bei der Weibchenlautattrappe mit 600 ms Reizlatenz ist die Zahl der verkürzten Antwortlatenzen weit größer als bei 200 ms Reizlatenz. Auch die mittlere Verszahl pro Serie steigt von unten nach oben an: 5.6 , 6.1 , 13.9 und 23.4 Verse pro Antwortserie.

In weiteren Experimenten untersuchte ich diesen Effekt für andere Reizlatenzen. Wiederum wurde je ein Männchenvers und ein Weibchenvers nach Reizlatenzen von 100, 300, 600 und 900 ms vorgespielt (Experiment und Reize sonst wie oben beschrieben). Es zeigten sich die gleichen Ergebnisse (Abbildung C51):

1. Für das Erkennen des Männchenverses spielte die Reizlatenz überhaupt keine Rolle; mit der Reizlatenz nahm die Zahl der Rivalisierantworten zu.
2. An der Wirkung des Weibchenverses war die Reizlatenz wesentlich beteiligt: je größer die Reizlatenz, um so wirksamer der Weibchenvers. Bei 100 ms Reizlatenz wurde der Weibchenvers nicht als solcher erkannt! Die Latenzen lagen praktisch alle im Spontanbereich, die Gesamtantwortzahl war nicht höher als im Fall der Männchenreize, d.h. die Weibchenverse mit dieser Reizlatenz wurden wie Männchenlautattrappen beantwortet. Bei 300, 600 und 900 ms Reizlatenz stiegen sowohl der Anteil der Werbelatenzen als auch die Gesamtantwortzahl drastisch an.

Wie die Abbildungen ebenfalls zeigen, ist der zeitliche Bezugspunkt des Werbeverses eines Männchens sein eigener vorausgegangener Vers, im Gegensatz zur Rivalisierantwort, die immer auf den Reiz bezogen ist.

Für das Erkennen eines Weibchenverses sind also mindestens drei Merkmale von Bedeutung:

1. Der Vers selbst muß "Weibchen-Charakter" haben, d.h. unter anderem, seine Flanken dürfen nicht zu steil ansteigen.
2. Der Vers darf einen oberen Schallpegel (etwa 50 db SPL) nicht überschreiten, da er sonst - trotz Weibchenmusters - als Männchenvers beantwortet wird.
3. Der Weibchenvers muß einen bestimmten Mindestabstand (> 300 ms) vom Vers des Männchens haben, sonst wird er nicht als Weibchenvers erkannt.

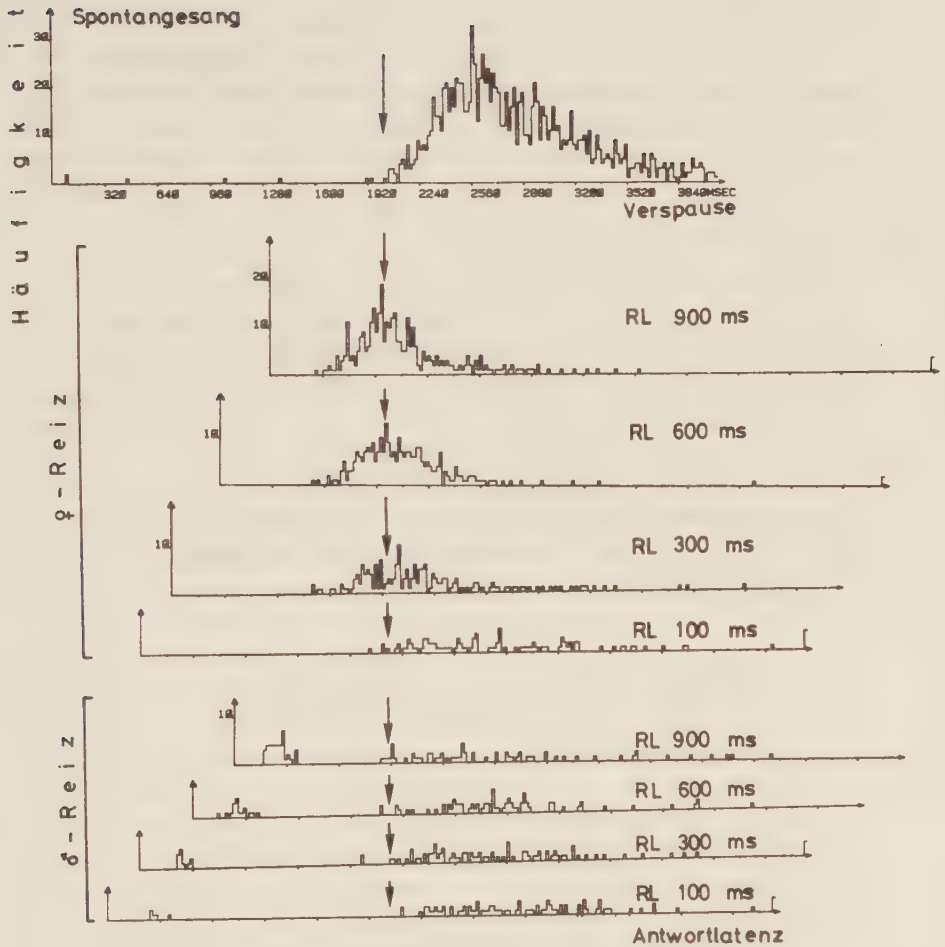


Abb. C51 Reaktion von Männchen 82/33 auf Männchen- und Weibchen-Schallattrappen unterschiedlicher Reizlatenz (RL), die alle in einem Experiment getestet wurden. Zur Verschiebung der Zeitachsen siehe Abb. C48. Weibchenreiz: 400 ms Dauer; Männchenreiz: 192 ms Dauer, Vermuster: 20 ms Puls, 12 ms Pause.
Beim Männchenreiz wirkt sich die Reizlatenz nur insofern aus, als mit ihrer Zunahme mehr Rivalisierlatenzen auftreten. Alle langen Antwortlatenzen liegen im Spontanbereich (d.h. rechts des Pfeiles). Die Weibchenlautattrappe wird hingegen um so wirkungsvoller, je grösser die Reizlatenz ist. Der Anteil der gegenüber dem Spontanzeitbereich verkürzten Antwortlatenzen steigt mit der RL: 2 %, 26 %, 29 % und 31 % bei RL 900 ms. Alle Reiztypen wurden gleichhäufig dargeboten, d.h. auch die Verszahl pro Antwortserie steigt mit der RL an.

D. Diskussion

Von den sehr verschiedenartigen Ergebnissen dieser Arbeit greife ich zunächst diejenigen heraus, die die Beantwortung der eingangs gestellten physiologischen Fragen erlauben:

- Wie kommt der spezifische Rivalisiererrhythmus zweier brunneus-Männchen zustande?
- Wie stellt sich das Verhältnis von Spontansing- zu Rivalisierverhalten dar? Die hierzu erhaltenen Ergebnisse werden in einem Funktionsschaltbild zusammengefügt, das weiteren verhaltens- und neurophysiologischen Untersuchungen als Grundlage dienen kann.

Anschließend diskutiere ich das Problem der Geschlechtererkennung bei Ch. brunneus und - eng damit zusammenhängend - die biologische Funktion des Rivalengesanges bei dieser Heuschrecke.

I. Zur Physiologie von Spontan- und Rivalengesang

I.1 Der Gesangsrythmus im Rivalengesang

Die Untersuchung der Reizlatenz hatte ergeben, daß die brunneus-Männchen zum Rivalisieren nicht einer bestimmten Reizperiode bedürfen, sondern um so ausdauernder wechsellingen, je größer die gebotene Reizlatenz ist (Abbildungen C32 - C35). Dies läßt sich folgendermaßen erklären: Ein ausgeführter Rivalisiersvers vermindere die Rivalisierbereitschaft. Nimmt man an, diese erhole sich mit einer bestimmten Zeitfunktion (z.B. wie in Abbildung C37), so ist die Antwortbereitschaft nach einem erneuten Reiz um so größer, je mehr Zeit verstrichen ist. Eine größere Zahl von Rivalisiersversen ist die Folge.

Die beschriebene Abhängigkeit zeigt den wesentlichen Unterschied auf zwischen dem Wechsellingen der brunneus-Männchen und untersuchten Ensifera, wie Acheta domesticus

(HEILIGENBERG 1969), Pholidoptera_griseoptera (JONES 1974) oder Pterophylla_camellifolia (SHAW 1968): während bei diesen Arten der spontane Singrhythmus - erzeugt mit Hilfe eines inneren Oszillators - durch den Vers eines anderen Männchens in engen Grenzen verändert wird, ist die Rivalisierantwort eines brunneus-Männchens vorwiegend Re-Aktion auf einen Vers.

So alternieren die Gesänge zweier sich gegenseitig hörender Männchen von Acheta_domesticus nur bei einer bestimmten Versrate; verläßt diese den "Bereich der Koordination", d.h. folgen die Verse zu langsam oder zu schnell für den Oszillator des Grillen-Männchens aufeinander, so kann dieser nicht mehr mitgehen und jedes Tier singt in seinem eigenen Rhythmus. Auch bei den untersuchten Laubheuschrecken kann die spontane Versfolge durch Reize nur wenig verändert werden. Ein Pholidoptera-Männchen sang ohne Reizeinwirkung mit 0,8 Sekunden Versabstand, ein Reizvers konnte den Versabstand auf 1,2 Sekunden ausdehnen; entsprechend vergrößerte ein Reiz bei Pterophylla den spontanen Versabstand von 0,8 Sekunden auf maximal 1,3 Sekunden.

Der Vers des Männchens wurde in allen drei Fällen dadurch hinausgezögert, daß der Reiz die Lautäußerung des Tieres hemmte. Erst einige Zeit nach dem Reiz sang das Tier wieder. Diese Ruhedauer zwischen Reizende und Tierantwort änderte sich je nach dem Zeitpunkt, zu welchem der Reiz in den Singzyklus des Tieres gesetzt wurde. Je später der Reiz ertönte, um so kürzer währte die Ruhedauer. Ein jeder Art eigenes Minimum unterschritt sie jedoch nicht. Bei Acheta betrug diese minimale Ruhedauer nach Reizende etwa 80 ms, bei Pterophylla etwa 200 ms und bei Pholidoptera etwa 300 ms. Erst nach dieser "Integrationszeit" (SHAW 1968) konnte auf den Reiz ein Tiervers folgen.

Wie einleitend schon gesagt, wird der zeitliche Ablauf des Rivalengesanges eines brunneus-Männchens nicht durch einen Oszillator bestimmt (wenngleich es ein Oszillator zu sein scheint, der ein brunneus-Männchen in großer Erregung mehrere Verse im typischen Rivalisierabstand singen läßt,

siehe aber Kapitel D.I.3). Die Antwortlatenz der Männchen ist im wesentlichen bestimmt durch eine Integrationszeit, die von der Rivalisierbereitschaft als auch vom Reiztyp selbst abhängt. Der Reiz scheint einen Mechanismus auszulösen, der - nach Reizende beginnend - die Integration eines Potentials startet, welches bei Erreichen einer Schwelle einen Vers auslöst. Die Dauer für diesen Vorgang variiert so geringfügig, daß jeder Rivalisierers in einem sehr engbegrenzten Zeitfenster nach dem Reizende ertönt. Sowohl die Reizlatenz als auch die Reizdauer (LOHER bot sekundenlange Reize, ohne daß die Männchen während des Reizes zu singen begannen) konnten in weiten Bereichen variiert werden und führten immer zu einer Alles-oder-Nichts-Antwort im beschriebenen engen Zeitbereich. Dies zeigt, daß der stete Rhythmus des Rivalisierens nicht durch einen Oszillator bestimmt wird, sondern dadurch, daß die Männchen einen mehr oder weniger konstanten Abstand vom auslösenden Vers einhalten.

I.2 Zusammenhänge zwischen Spontangesang und Rivalengesang

Wie sind Spontan- und Rivalensingverhalten miteinander verknüpft? Im folgenden stelle ich zunächst die für diese Frage wichtigen Ergebnisse zusammen:

-Der zeitliche Ablauf eines Rivalengesanges ähnelt demjenigen eines Spontangesanges darin, daß die Versabstände stetig zunehmen und der Gesang endet, wenn ein maximaler Wert erreicht ist (Abbildungen C5 und C19). Daraus ist zu schließen, daß der Mechanismus, welcher den Zeitverlauf einer Versfolge bestimmt, für beide Arten der Lautäußerung derselbe ist, oder in sehr ähnlicher Weise für beide Verhaltensformen vorliegt.

- Ein Reiz löste nicht nur das Rivalisieren aus, sondern konnte zuweilen auch die Gesangsform hervorbringen, die sonst nur spontan geäußert wird (Abb. C40). Dies erfordert eine Verknüpfung des sensorischen Eingangs für das Rivalisieren mit den "Spontanvers"-erzeugenden Instanzen an irgendeiner Stelle.

- Mußte das Männchen, das spontan zu singen begonnen hatte, zunächst rivalisieren, so sang es anschließend nur noch so viele Verse im Spontanabstand, wie nötig waren, um seine typische Verszahl im Spontangesang zu erreichen (Abbildungen C42, C43). Dies läßt sich nur damit erklären, daß ein ausgeführter Rivalisierungsvers in gleicher Weise die Spontansingbereitschaft mindert, wie ein Spontanvers, d.h. also, daß nicht die verflossene Zeit, sondern nur die gesungene Anzahl Verse - egal welcher Art - entscheidend war.

Beide Ergebnisse legen nahe, daß nur eine Bereitschaft für beide Gesangstypen vorliegt. Diese Vermutung wird jedoch durch folgende Resultate widerlegt:

- Läßt man ein Männchen über längere Zeit abwechselnd spontansingen oder rivalisieren, so sollten die Verszahlen - bei nur einer Bereitschaft - gleichsinnig variieren. Es zeigte sich jedoch, daß die jeweils gesungenen Verszahlen unabhängig voneinander schwankten (Abbildung C36). Dies läßt sich mit einer gemeinsamen Bereitschaft nicht erklären.
- Kurze Zeit nach einem Spontangesang zeigte das Männchen seine volle Rivalisierfähigkeit. Der Spontangesang hatte also - ganz anders als ein Rivalengesang - die Rivalisierbereitschaft nicht gemindert (Abbildung C37).

Die letztgenannten Punkte lassen sich nur mit zwei unabhängigen Bereitschaften - für Spontansingen bzw. Rivalisieren - erklären. Die große Ähnlichkeit im zeitlichen Verlauf der zwei Gesangstypen legt hingegen nahe, eine gemeinsame Endstrecke zur Erzeugung der Versfolgen anzunehmen. Das folgende Funktionsschaltbild soll diese Zusammenhänge in möglichst einfacher Weise darstellen.

I.3 Funktionsschaltbild zum Spontansing- und Rivalisierverhalten

Wie oben begründet, gehe ich von zwei Bereitschaften aus, die in einer gemeinsamen Endstrecke konvergieren. Es wurden nur so viele Variablen und Verknüpfungen eingeführt, wie zur

Erklärung aller Ergebnisse notwendig waren. Das Funktions-schaltbild soll die bisher bekannten Einzelergebnisse widerspruchsfrei verbinden und dadurch Grundlage sein für die Erkennung weiterer, daraus zu folgender Abhängigkeiten. Es muß betont werden, daß die vorgeschlagenen Verknüpfungen eine Möglichkeit, neben anderen denkbaren, darstellen. Im folgenden begründe ich die einzelnen Elemente und Verknüpfungen mit den entsprechenden Ergebnissen.

1) Nach einer Zeit T , die um einen Mittelwert schwankte, sang das Männchen seinen nächsten Spontangesang (u.a. Abbildungen C11, C12). Dieser Langzeitrhythmus wird im Funktionsschaltbild auf Abbildung D1 erzeugt durch den kontinuierlichen Anstieg eines Potentials P_{Sp} , das nach der Zeit T die Schwelle S_i erreicht: erst jetzt wird ein dem Schwellwert S_i entsprechendes Signal an eine weitere Instanz abgegeben, die dann eine spontane Versfolge erzeugt. Bei dem beschriebenen Oszillator ("Langzeit-Spontangesangs-Steuerung", a in Abbildung D1) werden unterschiedlich lange Perioden dadurch erzeugt, daß die Schwelle S_i variabel gehalten ist; je nach ihrer Höhe wird das Potential früher oder später überschwellig. Als Folge davon gibt dieses Element nach unterschiedlich langen Pausen ein Signal ab, das dem jeweiligen Schwellwert entspricht - und damit zeitabhängig ist (siehe hierzu unten). Vermindert wird das Potential P_{Sp} durch Rückkopplung von der Gesangsausführung (Abzweig von Effektoren oder Propriorezeptoren).

2) Anzahl der Verse und Zunahme der Versabstände hingen von einer Größe ab, deren Wert schon zu Gesangsbeginn feststand (Abbildungen C5, C19). Der gesuchte Mechanismus soll in Abhängigkeit vom Wert einer Eingangsgröße eine bestimmte Versfolge produzieren. Hierzu erzeugt das von der Langzeit-Spontangesangs-Steuerung abgegebene Signal ($= f(S_i)$) ein Potential P_i^R in einem "Registerelement" (c in Abb. D1). Der Wert des Potentials P_i^R steuert nun den Fluß $\Gamma_i = f(P_i^R)$ in einen weiteren "Potentialtopf" (d in Abb. D1). Erreicht das Potential P_A in diesem Topf eine bestimmte Schwelle S_{Sp} , so wird ein Spontanvers getriggert und P_A wird durch die Ausführung des Verses auf null gesetzt. Da der nächste Vers

erst nach einer etwas längeren Pause ertönt, muß sich jetzt entweder der Anstieg von P_A ändern oder der zu erreichende Schwellwert. Wie Abbildung C5 zeigt, hängt ein Versabstand vom jeweils vorhergegangenen ab, sodaß auch die Schwellenänderung vom Fluß $F_i = f(P_i^R)$ gesteuert werden müßte. Die einfachere Möglichkeit ist es, während eines Gesanges die Schwelle konstant zu lassen und den Fluß zu verringern. Dies wird dadurch erreicht, daß der ausgeführte Vers auch auf das Registerelement rückgekoppelt ist und hier den Wert von P_i^R vermindert. Da die Zunahme des Versabstandes vom Ausgangswert P_i^R abhängt, muß auch die Verringerung von P_i^R von dessen aktuellem Wert abhängen. Als einfachste Möglichkeit ergibt sich:

Abnahme ΔP_i^R sei proportional P_i^R , d.h. $\frac{\Delta P_i^R}{P_i^R} = \text{konstant}$

oder: das Potential P_i^R nimmt immer um einen bestimmten Prozentsatz ab. Mit dem um ΔP_i^R verringerten Wert ergibt sich ein größerer Versabstand. Wird F_i so klein, daß die Schwelle nicht mehr erreicht wird, so ist der Gesang zu Ende.

3) Die Verszahl eines Spontangesanges war unabhängig von der zuvor verflossenen Ruhepause (Abb. C14). Nach 1) hatte sich ergeben, daß die Langzeit-Steuerung zwar verschiedene Ruhepausen erzeugt, das ausgegebene Signal - und damit das Verszahl-bestimmende Potential P_i^R - jedoch von dieser Zeit abhing. P_i^R alleine kann also nicht die Verszahl festlegen. Lösungsmöglichkeit: der Schwellwert S_{Sp} im Potentialtopf (d) kann bei verschiedenen Gesängen variieren, d.h. bei gleichem Anfangspotential P_i^R (entsprechend gleicher Ruhepause) können verschiedene Verszahlen erzeugt werden. Die Schwelle S_{Sp} variiert unabhängig von S_i .

4) Die unterschiedliche Dauer einer Versfolge wirkte sich nicht auf die Verszahl aus. In reinen Spontangesängen wurden ebensoviele Verse gesungen wie in Mischsequenzen aus Spontan- und Rivalisierversen (Abbildungen C42, C43). Dies erfordert die (oben schon beschriebene) Verringerung des Registerpotentials P_i^R durch die Ausführung der Verse und nicht durch den Zeitablauf. Daraus ergibt sich der gestufte Abfall des Potentials im Registerelement als Funktion der ausgeführten Verse.

5) Die Verszahlen im Spontangesang und Rivalengesang eines Männchens variierten unabhängig voneinander (Abb. C36); die Rivalisierbereitschaft wurde von vorausgegangenem Spontansingen nicht beeinträchtigt (Abb. C37). Die Bereitschaft für das Rivalisieren ("Langzeit-Rivalengesangs-Steuerung", b in Abb. D1) unterscheidet sich von der des Spontangesanges darin, daß die Signalausgabe nicht von einem Schwellwert abhängt, sondern vom Eingangssignal des Rivalisier-AAM: nur wenn dieser ein Signal abgibt, kann an das Registerglied (c) ein Signal weitergeleitet werden. Rivalisier-AAM und Langzeit-Rivalisiersteuerung sind daher mit einem Koinzidenzglied verknüpft. Der Anstieg der Langzeitsteuerung ergibt sich aus Abbildung C37. In gleicher Weise wie beim Spontangesang wird auch hier - bei Eintreffen eines passenden Reizes - ein dem jeweiligen Potential P_{Rg} entsprechendes Signal abgegeben, das wiederum im Registerelement einen entsprechenden Potentialwert P_i^R erzeugt. Jedesmal, wenn ein passender Reiz eintrifft, wird der aktuelle Wert der Rivalisier-Langzeitsteuerung ausgegeben, d.h. eine Erholung als Funktion der Zeit kann sich in der Rivalisierersverszahl auswirken. P_{Rg} wird nur durch ausgeführte Rivalisierverse vermindert, da sich Spontansingen nicht auf die Rivalisierbereitschaft auswirkt. Dies wird erreicht durch Koppelung des Kommandosignales für einen Vers mit dem Rivalisier-Verssignal des Schwellenmechanismus (siehe unten): nur beide zusammen können - vermittelt eines weiteren Koinzidenzgliedes - P_{Rg} vermindern (g in Abbildung D1).

6) Spontangesang und Rivalengesang zeigten ähnliche Zunahmen der Versabstände, beim Rivalengesang lagen sie jedoch in einem Bereich kürzerer Zeiten. In Abhängigkeit von der Reizdauer änderten die brunneus-Männchen ihre Antwortlatenz (Abbildungen C25 - C27). Bei gemeinsamer Endstrecke können die viel kürzeren Rivalisierlatenzen dadurch erzeugt werden, daß durch einen Reiz die Schwelle zur Auslösung eines Verses drastisch gesenkt wird. Da die Antwortlatenz stark von der Reizdauer abhängt, nehme ich einen Mechanismus an, der vom AAM für die Reizdauer ein Signal erhält und als Funktion dieses Signals die Auslöseschwelle im Potentialtopf (d) heruntersetzt und zwar um so tiefer, je besser die Reizdauer

auf den AAM paßt. Die Schwelle wird nun nach weit kürzerer Zeit erreicht, d.h. das Männchen singt sehr viel schneller seinen nächsten Vers. Es können bei gleichgroßem Anfangspotential wie bei einem Spontangesang (Verwendung desselben Registerelementes) viel mehr Verse erzeugt werden, da auch noch bei kleinem P_i^R (und kleinem Fluß F_i) die Schwelle erreicht wird. Je besser die Reizdauer auf den AAM paßt, um so kürzere Antwortlatenzen und um so häufigeres Erreichen der Schwelle ergeben sich (Abbildungen C25 - C27). Eine Schwellenverschiebung als Funktion der Reizdauer würde auch erklären, weshalb bei sehr langen Reizen die Spontanverse in verkürztem Abstand ertönten (Abb. C30): Der Reiz erregt nicht genügend, um das Koinzidenzglied durchzuschalten, er führt jedoch zu einer Schwellensenkung, möglicherweise deshalb, weil im Verlauf langer Reize die passende Dauer durchschritten wird und zu einer gewissen Erregung und damit Senkung von S_{Sp} führt.

7) Nach einem einzelnen Reizvers konnte ein Männchen mehrfache Rivalisierantworten erzeugen (Abb. C40). Dies könnte damit erklärt werden, daß - bewirkt durch den Reiz - im Registerglied noch ein Potential P_i^R ansteht und einen entsprechenden Fluß F_i erzeugt. Es muß nun angenommen werden, daß die Schwelle nach dem Reiz nicht sofort wieder ansteigt ($S_{Rg} \rightarrow S_{Sp}$), sondern erst mit gewisser Verzögerung. Dies kann ausreichen, daß noch mehrere Verse ausgelöst werden (a in Abb. C40). Die Fälle b in Abbildung C40 wären demnach so entstanden, daß während des Anstiegs der Auslöseschwelle vom Rivalisier- in den Spontanbereich, das aufgebaute Potential P_A noch einmal ausreichte, einen Vers auszulösen.

8) Während eines - auch unspezifischen - Reizes blieben die brunneus-Männchen immer still. Die Antwortlatenz der Männchen war zeitlich immer auf das Reizende bezogen, d.h. der Latenz-bestimmende Mechanismus startete am Reizende (Abbildung C31). Beides läßt sich dadurch realisieren, daß für die Dauer einer Eingangsmeldung der Fluß F_i gestoppt wird.

Da auch unspezifische Geräusche den Gesang unterdrücken, muß diese hemmende Verknüpfung vor dem AAM abzweigen.

Für den Spontangesang wurde dies noch nicht überprüft. Ein Männchen sollte - auch nach 20 Sekunden langer Störung während des Gesanges - anschließend die restlichen Verse singen.

9) Reize konnten ein Verhalten auslösen, das normalerweise nur spontan erfolgt: das Männchen sang Verse im Spontanabstand (Abb. C40). Eine Erklärungsmöglichkeit geht wieder vom Mechanismus der Schwellenverschiebung aus: durch den auslösenden Reiz werde im Registerelement das Potential P_i^R aufgebaut, erzeugt durch die Rivalisier-Langzeitsteuerung. Dieses Potential führt zunächst zu einigen Rivalisierantworten - solange die Schwelle noch im Rivalisierbereich liegt. Dann wird diese wieder in den Spontanbereich angehoben und das aus der Rivalisiersteuerung stammende Potential verursacht jetzt die weiteren Verse! (Eine andere Erklärung wurde eine zusätzliche Verknüpfung erfordern: der Reiz könnte die Schwelle S_i der Spontangesangs-Langzeit-Steuerung herabsetzen).

10) Ein Männchen begann spontan, mußte dreimal rivalisieren und sang anschließend wieder Spontanverse: diese folgten mit verkürzten Abständen (Abb. C39). Das Potential des Registergliedes und damit der Fluß waren nach nur vier Versen noch so groß, daß die Auslöseschwelle wieder erreicht wurde, bevor sie vom Rivalisier- in den Spontanbereich angestiegen war.

Ein Männchen sang fünfmal spontan, rivalisierte dreimal und sang dann wieder spontan: jetzt waren die abschließenden Spontanversabstände unverkürzt (Abb. C37). Man kann annehmen, daß nach acht Versen das Potential P_i^R und damit der Fluß F_i , so klein war, daß die Schwelle genügend Zeit hatte in den Spontanbereich anzusteigen, bevor sie wieder überschritten wurde.

Läßt man in einem Experiment das Versuchstier 1, 2, 3 . . . n mal spontan singen und zwingt es dann wenige Male zum Rivalisieren, so sollten die anschließenden Spontanverse um so schneller aufeinanderfolgen, je weniger Spontanverse das Männchen zu Beginn singen durfte.

11) Als wichtige Parameter des Rivalisier-AAM erwiesen sich Muster und Dauer eines Verses (Abbildungen C21 - C27). Je besser der Passungscharakter eines Reizes, um so größer ist die Erregung der AAM-Instanz, d.h. das Koinzidenzglied kann um so häufiger durchgeschaltet werden.

12) Die Beinbewegungsabläufe im Spontan- bzw. im Rivalisier- vers unterschieden sich deutlich voneinander (Abb. C1) und auch die Versdauern waren verschieden (Abbildungen C3, C15). Dies erfordert eine schwellenabhängige Ausprägung der motorischen Ansteuerung.

Es bleibt noch zu prüfen, ob auch der Bewegungsablauf der Singbeine bei einem verkürzten Spontanabstand - etwa nach langen Reizen - zwischen demjenigen eindeutiger Rivalisier- und Spontanverse liegt.

Nach dem entworfenen Funktionsmodell kommt dem angenommenen Mechanismus zur Schwellenverstellung eine entscheidende Bedeutung zu - seine Funktionsweise legt den "output" fest, d.h. entscheidet, ob das Männchen rivalisiert oder spontan singt. "Gute" und "schlechte Rivalisierer" unterscheiden sich möglicherweise nur durch verschieden wirksame Schwellenmechanismen, denn auch "schlechte Rivalisierer" können ebensoviele Spontanverse singen wie "gute Rivalisierer".

In dieser Darstellung noch nicht berücksichtigt wurde das Werbesingen. Es wäre durchaus denkbar, daß auch dieser Gesangstyp sehr eng mit den obengenannten verknüpft ist.

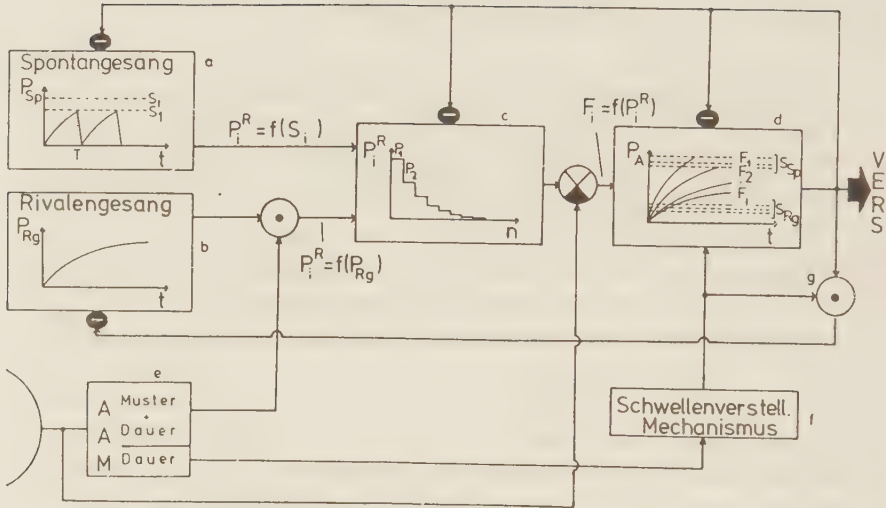


Abb. D1 Vereinfachtes Funktionsschaltbild für das Zusammenwirken des Rivalisier- und Spontansingsystems bei *Ch. brunneus*

Das Potential P_{Sp} zur Langzeitsteuerung des Spontangesanges (a) steigt an bis zur Schwelle S_i und führt bei Erreichen der Schwelle zu einem Signal als Funktion von S_i , welches in einem weiteren Funktionsglied (c) ein Potential $P_i^R = f(S_i)$ erzeugt. Das Potential P_i^R wird nun wie in einem Register aufrechterhalten und verursacht einen Erregungsfluß $F_i = f(P_i^R)$. Dieser Fluß führt im darauffolgenden Funktionselement (d) zum Aufbau eines Potentials $P_A = f(F_i)$. Erreicht dieses die Schwelle S_{Sp} , so wird genau ein Vers ausgelöst. Die Ausführung des Verses ist negativ rückgekoppelt auf alle erwähnten Elemente: P_{Sp} der Langzeitsteuerung (a) wird unter die Schwelle abgesenkt; das Register-Potential P_i^R wird verringert um einen konstanten Bruchteil seines aktuellen Wertes: $P_{i+1}^R = P_i^R - K \cdot P_i^R$. Das Potential P_A wird durch die Rückkopplung auf null gesetzt. Entsprechend dem neueingestellten Potential P_{i+1}^R wird ein Fluß erzeugt, der zu einem langsameren Anstieg von P_A führt, die Schwelle S_{Sp} wird deshalb spä-

ter erreicht. Wird P_i^R sehr klein, reicht der Fluß F_i nicht mehr aus, um P_A überschwellig werden zu lassen: der Spontangesang ist zu Ende. Das durch die Rückkopplung abgesenkte Potential P_{Sp} benötigt nun eine längere Zeit (z.B. 200 Sekunden), um wieder die Schwelle S_i zu erreichen. Diese variiert um einen mittleren Wert, sodaß infolge verschiedener Schwellenwerte auch unterschiedliche Registerpotentiale P_i^R erzeugt werden, die zu unterschiedlichen Verszahlen führen. Auch die Schwelle S_{Sp} variiert - unabhängig von der Schwelle S_i - um einen Mittelwert, sodaß auch nach gleichlangen Ruhepausen (d.h. gleichgroßem P_i^R) verschiedene Verszahlen erzeugt werden können. Ähnlich wie für den Spontangesang gibt es auch für das Rivalisieren eine endogene Langzeitsteuerung (b): Ein Potential P_{Rg} steigt an und erreicht nach einiger Zeit, z.B. nach 200 Sekunden, einen Sättigungswert. Der Signalausstrom hängt hier jedoch nicht vom Erreichen einer Schwelle ab, sondern vom Eingang eines Signals. Nur wenn ein auf den Rivalisier-AAM (e) passender Reiz eintrifft, wird das Koinzidenzglied durchgeschaltet und in dem oben beschriebenen Registerelement (c) wird ein Potential $P_i^R = f(P_{Rg})$ erzeugt. P_{Rg} wird nur vermindert durch ausgeführte Rivalisierungsversuche. Hierzu ist die Rückmeldung über die Versausführung mittels eines weiteren Koinzidenzgliedes (G) mit dem Ausgang eines "Schwellenverstellenden Mechanismus" verknüpft (f). Der die Reizdauer messende Teil des Rivalisier-AAM legt mit Hilfe dieses "Schwellenverstellenden Mechanismus" fest, ob das Männchen einen Spontan- oder Rivalisierungsversingen wird: bei entsprechendem Ausgangssignal vom AAM wird die Schwelle S_{Sp} stark erniedrigt (nun als S_{Rg} bezeichnet). Sie wird entsprechend früher von P_A erreicht, d.h. der nächste Vers wird früher ausgelöst. Auch das Signalmuster an die Singbeine wird von diesem "Schwellenverstellenden Mechanismus" beeinflusst. P_{Rg} wird nun vermindert, P_A wird auf null gesetzt, P_i^R wieder um einen konstanten Prozentsatz vermindert und auch P_{Sp} wird verringert. Beim nächsten Reiz wird wieder $P_i^R = f(P_{Rg})$ im Registerelement (c) erzeugt - allerdings wirkt sich dies nur aus, falls P_{Rg} zu einem größeren P_k^R führt als das noch gespeicherte P_{i+1}^R .

II. Das Problem der Geschlechtererkennung

II.1 Ursachen der Verwechslung

Wie in Kapitel CV beschrieben, kommt es in der Natur vor, daß ein brunneus-Männchen ein anderes Männchen seiner Art für ein Weibchen hält, erkennbar daran, daß es sich dem vermeintlichen Weibchen mit Werbegesang nähert. Um für solche Verwechslungen eine Erklärung zu finden, sollen alle Gesangsparameter betrachtet werden, die für die Geschlechtererkennung in Frage kommen.

Als geschlechtsspezifische Merkmale eines brunneus-Verses wurden bisher Schallpegel und Flankensteilheit der Pulse erkannt (siehe Kapitel CV). Wie variabel sind diese Parameter?

Der Schallpegel wird im Freiland, in Abhängigkeit von der Vegetation, unterschiedlich stark gedämpft. Die Intensität eines Männchengesanges kann so stark herabgesetzt sein, daß er am Ort des Empfängers nur noch mit dem Pegel eines Weibchenverses ankommt. In größerer Entfernung ist dieser Parameter somit kein zuverlässiges Merkmal.

Auch die Flankensteilheit unterliegt Schwankungen. Dies könnte mit dem Lautschema der brunneus-Weibchen zusammenhängen. Wie D. und O. von HELVERSEN (mündliche Mitteilung) gezeigt haben, wertet das Lautschema eines brunneus-Weibchens als ein wesentliches artspezifisches Merkmal die Versdauer des Männchengesanges aus. Bezüglich des Versmusters erwiesen sich brunneus-Weibchen als weit weniger spezifisch als z.B. biquittulus-Weibchen. Vom Lautschema der brunneus-Weibchen geht somit ein nur mäßiger Selektionsdruck auf die Einhaltung eines bestimmten Puls-Pause-Musters im Männchengesang aus (ganz im Gegensatz zu Ch. biquittulus, wo die Pulse so dicht aufeinanderfolgen müssen, daß keine Pulspause > 2 ms auftritt). Ein brunneus-Weibchen antwortet also auch dann noch, wenn ein Männchen seine Pulse "nachlässig" singt, solange es nur die richtige Versdauer und den Bereich der artspezifischen Puls- und Pausendauer einhält. Singt ein Männchen "nachlässig", d.h. drückt es

während der Auf-Ab-Bewegung die Hinterbeine nicht kräftig genug gegen die Schrillkante, so erreichen die Pulse ihre volle Schallintensität erst im Verlauf einer Beinbewegung. Dadurch entstehen Pulse mit allmählichem Intensitätsanstieg, wie sie typisch für einen Weibchenvers sind.

Da also auch die Flankensteilheit zweideutig sein kann, erhebt sich die Frage nach weiteren geschlechtsspezifischen Merkmalen. Als nächster Zeitparameter folgt auf die Pulsflanken die Puls- und Pausendauer, also das Vermuster. Dieses dient bei Ch. brunneus jedoch schon der Artabgrenzung: auch im Vers der Männchen bleiben die Pulspausen erhalten und liegen damit im gleichen Zeitbereich wie die Pausen im Weibchengesang (5 - 8 ms). Hier liegt ein entscheidender Unterschied zu Nachbararten, wie z.B. Ch. biguttulus, wo sich Männchen- und Weibchenvers in diesem Parameter unterscheiden: Das Männchen setzt aus den Einzelpulsen längerdauernde Schallblöcke (Silben) zusammen, innerhalb derer die Pulspausen verwischt werden, das Weibchen hingegen behält deutlich hörbare Pulspausen bei. Diese Pausen werden zur Geschlechtererkennung ausgewertet (D. und O. von HELVERSEN, 1983).

Auch der letzte Zeitparameter, die Versdauer, dient bei Ch. brunneus der Artabgrenzung. Ein Weibchenvers dauert zwar im Mittel etwa doppelt so lange wie der Spontanvers eines Männchens, die Versdauer der Weibchen ist jedoch so variabel, und die geringe Schallstärke kann einen Vers so kurz erscheinen lassen, daß das Lautschema der Männchen diesbezüglich sehr weit sein dürfte, d.h. die Versdauer wird zur Geschlechterunterscheidung vermutlich nicht herangezogen.

Die Zweideutigkeit der besprochenen geschlechtsspezifischen Merkmale eines einzelnen Männchenverses war möglicherweise die Ursache für die Entwicklung des "Rivalengesanges".

II.2 Eine Hypothese zur Entwicklung des "Rivalengesanges"

Wegen der großen Unsicherheit, mit der die zur Geschlechterunterscheidung verwendeten Parameter behaftet sind, verhält

sich ein brunneus-Männchen anscheinend nach der Strategie, im Zweifelsfalle ein Signal für einen Weibchenvers zu halten (Einzelbeobachtungen bei den Vorversuchen (siehe Kapitel CV.2) zeigten, daß ein Männchen selbst auf Verse eines Spontangesanges wie auf Weibchenverse reagierte, nachdem es sich einmal für "Weibchen" entschieden hatte).

Vor der Entwicklung des typischen "Rivalengesanges" könnte eine solche Strategie zu folgendem Ablauf geführt haben: Zwei Männchen hüpfen aufeinander zu, sich für Weibchen haltend und werbesingend. In größer werdender Werbeerregung bespringen sie sich, werden jedoch abgeworfen und äußern dabei erregt und aggressiv einen Gesang, wie er auch den meisten anderen Heuschreckenarten zu eigen ist. Die erregt singenden Männchen hemmen sich gegenseitig. Diese Art von Hemmung findet sich bei einer Reihe von Orthopteren (siehe Kapitel DI): hört ein Männchen einen Gesang, so wird das eigene Singen gehemmt, erst mit einer gewissen Latenz nach Versende kann es selbst singen. Infolge großer Erregung singen beide Männchen nach der ihnen kürzestmöglichen Zeit. Spätestens das heftige Wechselsingen mit steil ansteigenden Pulsflanken zeigt das Geschlecht der Sänger.

Angesichts möglicher Verletzungen und verlorener Zeit infolge irrtümlicher Aufsprünge sollte jedes Männchen möglichst schnell sein Geschlecht signalisieren. Je näher sich die Männchen kommen, um so größer wird die Wahrscheinlichkeit, daß ein Männchen einen Werbevers des anderen Männchens an seiner Schallintensität als Männchenvers erkennt und selbst sofort sein Geschlecht zu erkennen gibt, indem es laut singt. Weil beide das tun, entwickelt sich ein Wechselgesang - der "Rivalengesang".

Ein Männchen gibt sich also zu erkennen, indem es "rivalisiert". Es nimmt dabei jenes akustische Alternieren vorweg, das vormals durch einen Aufsprung ausgelöst worden war. Dieser wird dadurch umgangen.

Um das Signal "ich bin ein Männchen" abzusichern, wird die Antwort so ausgelöst, daß sie mit großer Wahrscheinlichkeit in ein Zeitfenster fällt, in welchem ein Weibchen nicht antworten würde. Damit erhält dieser Zeitbereich geschlechts-

spezifischen Charakter, d.h. alle mit solcher Latenz eintreffenden Antworten werden als "Männchenvers" interpretiert. Ch. brunneus hat somit einen weiteren Zeitparameter, die Antwortlatenz, zur Unterscheidung der Geschlechter herangezogen. Im nächsten Abschnitt wird diskutiert, daß dieser Mechanismus möglicherweise sekundär mit weiteren Funktionen belegt wurde.

III. Zur biologischen Funktion des "Rivalen"-Gesanges bei Ch. brunneus

III.1 Erkennungsgesang

Wie soeben diskutiert, war die Notwendigkeit einer frühen Unterscheidung von Männchen und Weibchen möglicherweise eine der evolutiven Triebfedern zur Entwicklung des speziellen "Rivalengesanges" bei Ch. brunneus. Die Bezeichnung "Rivalengesang" für dieses Wechselsingen ergab sich aus der Beobachtung, daß sich zwei Männchen einander in großer Erregung näherten, "rivalisierten" und aggressiv aufeinander sprangen, wobei frühere Untersucher annahmen, die Männchen hielten sich für ihresgleichen und bekämpften einander.

Da in meinen Experimenten Phonotaxis nie auftrat, wenn eine Lautattrappe wie ein Männchenvers beantwortet wurde, entweder mit kurzer Rivalisierlatenz oder mit langer Antwortlatenz im Spontanzeitbereich, bin ich der Ansicht, daß eine phonotaktische Annäherung zweier Männchen immer auf der Annahme beider Männchen beruht, sich einem Weibchen zu nähern. Das Verhalten ist in dieser Situation also nicht rivalisierend, sondern werbend. WEIHs "Respondieren" ist also eigentlich ein Werbesingen, wofür auch das Muster der Muskelaktivität beim Stridulieren spricht (WEBER 1982).

Der "Rivalengesang" am Endpunkt der Annäherung zweier Männchen ist vor allem ein Signalisieren des Geschlechts. Die Erregung, welche sich als Aufsprung zeigen kann, ist vermutlich nicht aggressiv-rivalisierender Natur, sondern wurde während der Annäherung an das vermeintliche Weibchen gebildet.

Der Aufsprung ist somit einer aufgestauten Werbeerregung zuzuschreiben. Deshalb möchte ich vorschlagen, den Wechselgesang der zwei Männchen in diesem Zusammenhang Erkennungs-gesang zu nennen.

III.2 Rivalengesang

Es gibt jedoch Situationen, in welchen artlich konkurrierendes Rivalisieren tatsächlich aufzutreten scheint. Im Freiland kann man folgendes beobachten: Mehrere Männchen (bis zu fünf) sitzen um ein Weibchen herum und rivalisieren abwechselnd miteinander. Nach und nach hüpfen einzelne Männchen weg. Leider konnte nie beobachtet werden, ob und mit welchem Männchen es zu einer Begattung kam, da das Weibchen meist nach einiger Zeit selbst forthüpfte (H. KRIEGBAUM, mündliche Mitteilung). Auch WEIH berichtet, daß "man nicht selten drei oder mehr Männchen heftig um ein Weibchen rivalisieren sehen" kann. In diesem Fall konnte der Rivalengesang der Männchen, die vor einem Weibchen saßen, nicht bezwecken, das Weibchen als solches zu erkennen. Zwei Erklärungsmöglichkeiten bieten sich an:

1. Einmal entwickelt, kann der Auslösemechanismus nicht "abgeschaltet" werden, auch wenn der "Rivalengesang" vom Werbeverhalten gegenüber dem Weibchen ablenkt.
2. Der "Rivalengesang" hat in dieser Situation eine andere Bedeutung, die mit dem Konkurrenzkampf der Männchen um das Weibchen zu tun hat.

Aus folgendem Grund halte ich die letzte Deutung für die wahrscheinlichere: in meinen Versuchen zeigten die verschiedenen Männchen eine große Variabilität in ihrem Rivalisierungsvermögen. Manche Männchen konnten ein Vielfaches an Versen singen, wenn sie rivalisierten, verglichen mit der Zahl der ihnen möglichen Spontanverse. Wenn der Fortpflanzungserfolg eines Männchens nur davon abhinge, wieviele Weibchen auf seinen Gesang antworten, wäre die Entwicklung eines ausdauernden Rivalisierungsvermögens schwer zu erklären. Obwohl zur eindeutigen Geschlechtererkennung mittels "Rivalengesang" eine

Sequenz von wenigen Versen sicherlich ausreicht, findet man, daß ein brunneus-Männchen im Freiland bis zu zwanzigmal rivalisierend antworten kann, im Experiment sogar mehr als doppelt so häufig. Oft erwiesen sich gerade Männchen, die eine sehr niedrige Spontanaktivität zeigten, als ausgesprochen gute, ausdauernde Rivalisierer.

Dies läßt vermuten, daß dem Rivalengesang neben der Geschlechtererkennung mindestens eine weitere Funktion zukommt, die es für ein Männchen lohnenswert macht, über ein besonders ausdauerndes Rivalisiervermögen zu verfügen. Auch der Befund, daß Gruppen von mehreren Männchen nur gebildet werden, wenn ein Weibchen zugegen ist, legt nahe, daß das Verhalten in solchen Gruppen im Zusammenhang mit der Konkurrenz um dieses Weibchen steht. ALEXANDER (1975), OTTE (1977) und andere vermuten bei Orthopteren in weit mehr Fällen als bislang bekannt Konkurrenzverhalten der Männchen um die Weibchen. Bei Ch. brunneus könnte die Konkurrenz mittels Rivalengesang ausgetragen werden. Hypothese: das Männchen, welches am ausdauerndsten rivalisieren kann, hat die größten Chancen, das Weibchen zu begatten, da sich die anderen Männchen nach und nach entfernen.

YOUNG (1971) leitete eine Hierarchie innerhalb einer Gruppe von brunneus-Männchen aus dem Befund ab, daß manche Männchen häufiger den letzten Vers eines Rivalengesanges singen als andere. Darin zeigt sich zwar die Variabilität in der Ausdauer zu rivalisieren, welche auch meine Experimente ergab, der Befund alleine sagt jedoch noch nichts über seine biologische Bedeutung aus. So muß es im Augenblick Spekulation bleiben, ob sich die Rivalisierfähigkeit der Männchen auf ihren relativen Fortpflanzungserfolg auswirkt.

Bei der Grille Amphiacusta maya fanden BOAKE & CAPRANICA (1982) daß der Fortpflanzungserfolg eines Männchens drastisch abnimmt, wenn es stumm gemacht wird. Dabei blieb ohne Bedeutung, daß die Weibchen das Männchen nicht mehr hören konnten, da diese Art dichte Gruppen von Männchen und Weib-

chen bildet. Es zeigte sich vielmehr, daß die Anzahl der Kopulationen von der Zeit abhing, welche das Männchen, ungestört von anderen Männchen, mit dem Weibchen alleine verbrachte. Ein stummes Männchen wurde weit häufiger von anderen Männchen gestört als ein singendes.

Bei Ch. brunneus könnte man sich Ähnliches vorstellen: ein Männchen, das es schafft, mit einem rezeptiven Weibchen alleine zu sein, hat die Möglichkeit, es zu begatten. Dazu muß es solange antworten können, bis alle anderen Männchen "aufgegeben" haben, und es sollte verhindern, daß weitere Männchen hinzuhüpfen. Dies erreicht es am besten, indem es jedem Männchen rivalisierend antwortet und damit signalisiert, daß hier ein Männchen sitzt und kein Weibchen. Tatsächlich beginnen werbesingende brunneus-Männchen sofort zu rivalisieren, wenn sie einen Männchenvers hören. Auch das verhältnismäßig kurze Werbesingen ist ein Indiz dafür, daß bei dieser Art die intrasexuelle Konkurrenz vorherrscht und die intersexuelle Selektion in Form einer Auswahl des Männchens durch das Weibchen von geringerer Bedeutung ist.

III.3 Zur Frage der Chorbildung

Das ausgeprägte Konkurrenzverhalten der Männchen spricht nicht dafür, daß ihr Wechselsingen kooperativen Charakter trägt, wie es bei einer Chorbildung der Fall wäre (ALEXANDER 1975). Unter Chor sei hier (mit ALEXANDER) eine Aggregation von Männchen verstanden, die Weibchen anlocken zum Zwecke der Fortpflanzung sowie Männchen zur Vergrößerung des Chores. Ein einfaches Experiment zeigte, daß brunneus-Männchen keinen Chor bilden.

In zufälliger Reihenfolge bot ich mehreren brunneus-Weibchen Spontangesänge oder Rivalengesänge gleicher Schallstärke dar. Die Weibchen antworteten auf beide Gesangstypen mit annähernd gleicher Häufigkeit: auf Spontanverse in 80 %, auf Rivalengesangsverse in 73 % der Fälle (drei Weibchen, N pro Weibchen etwa 60). Daraus ist zu schließen, daß ein Rivalengesang kein wesentlich attraktiveres Signal darstellt als ein Spontangesang, d.h. ein spontan singendes Männchen

hätte im Mittel mehr Weibchen für sich alleine als zwei rivalisierende Männchen. Dieser Befund schließt aus, daß brunneus-Männchen aktiv aggregieren, um gemeinsam - mittels eines attraktiveren Signals - mehr Weibchen zum Antworten zu bewegen.

Die Reaktionsweise der brunneus-Weibchen liefert ein weiteres Argument gegen Chorbildung: Da die Weibchen per Gesang antworten und höchstens in Ausnahmefällen phonotaktisch reagieren, könnte jedes stumme Männchen außerhalb des Chores sofort versuchen, mit dem antwortenden Weibchen zu kopulieren. Chorbildung wäre nicht sehr effektiv.

Der Befund, daß Männchen keine Phonotaxis auf Männchen-verse zeigen, verdeutlicht ebenfalls, daß Chorbildung nicht vorliegt, da hierzu die Männchen von den Männchensignalen angezogen werden müßten.

III.4 Zur Frage der Dichteregulation

Wenn die brunneus-Männchen auch keinen Chor bilden, so ist dennoch zu erwarten, daß sich die akustischen Signale irgendwie in der Populationsdichte niederschlagen.

WEIH schrieb dem Rivalengesang dispergierende Wirkung zu, die er auf die häufige Beobachtung gründete, daß nach einem Rivalengesang in den meisten Fällen zumindest ein Männchen forthüpfte. Inwieweit der Rivalengesang tatsächlich eine dichtesenkende Funktion hat, läßt sich nur entscheiden, wenn die Einflüsse von Spontan- und Rivalengesang auf die Dichte einer Heuschreckenpopulation getrennt werden können. Man kann nur vermuten, daß auch bei Ch. brunneus der Gesang einer zu großen Dichte entgegenwirkt, indem er ein Männchen veranlaßt fortzuhüpfen, wenn es einen Nachbarn zu laut singen hört. Da solch eine Dichteregulation auch bei anderen Orthopteren zu finden ist (MORRIS 1971, OTTE 1977, LATIMER 1980, HILL 1975) bedarf sie wohl nicht eines speziellen Ri-

valengesanges, sondern könnte mit dem Spontangesang der Heuschrecken arbeiten. Meiner Ansicht nach geht die dispergierende Wirkung des Rivalengesanges nicht über die des Spontangesanges hinaus.

Ein Gesang kann in gewissem Maße auch anlockend wirken auf Männchen der gleichen Art. OTTE (1977) betont zurecht, daß ein Männchen, welches keine weiteren Artgenossen singen hört, in diesem Gebiet auch keine Weibchen erwarten kann und somit trachten sollte, dorthin zu springen, wo es welche hört. Auf diese Weise wirkt der Gesang mit, eine bestimmte Populationsdichte aufrecht zu erhalten, wie es THIELE und BAILEY (1980) für die Laubheuschrecke Mygalopsis zeigten.

Mein herzlicher Dank gilt

Herrn Prof. Dr. O. v. Helversen
für die vielen anregenden Diskussionen und
hilfreichen Ratschläge

Herrn Dr. Bernhard Ronacher
für die kritische Durchsicht des Manuskriptes

meiner Frau
für ihr Verständnis und ihre technische
Hilfe beim Schreiben der Arbeit

L I T E R A T U R V E R Z E I C H N I S

- ALEXANDER, R.D. (1961): Aggressiveness, territoriality, and sexual behavior in field crickets (Orthoptera: Gryllidae). Behavior 17, 130-223
- ALEXANDER, R.D. (1975): Natural selection and specialized chorusing behavior in acoustical insects. In: Insects, Science and Society. New York, Academic Press
- BOAKE, C.R.B. & CAPRANICA, R.R. (1982): Aggressive Signal in "Courtship" Chirps of a Gregarious Cricket. Science 218, 580-582
- BUSNEL, F.-G. & LOHER, W. (1961): Déclenchement de phonoréponses chez Chorthippus brunneus (Thunberg) (Acridinae) Acustica 11, 65-70
- DUMORTIER, B. (1963): The physical characteristics of sound emission in Arthropoda. In: Acoustic behaviour of animals, ed. R.-G. BUSNEL. Amsterdam: Elsevier Publ. Comp.
- FABER, A. (1928): Die Bestimmung der deutschen Geradflügler (Orthopteren) nach ihren Lautäußerungen. Z. wiss. Insektenbiol. 23
- FABER, A. (1929): Die Lautäußerungen der Orthopteren I. Z. Morph. Ökol. Tiere, 13, 745-803
- FABER, A. (1953): Laut- und Gebärdensprache bei Insekten, Orthoptera I. Vergleichende Darstellung von Ausdrucksformen als Zeitgestalten und ihre funktion. Stuttgart
- HEILIGENBERG, W. (1969): The effect of stimulus chirps on a cricket's chirping (Acheta domesticus). Z. vergl. Physiol. 65, 70-97
- HELVENSEN, D.v. (1972): Gesang des Männchens und Lautschema des Weibchens bei der Feldheuschrecke Chorthippus biguttulus (Orthoptera, Acrididae). J. comp. Physiol. 81, 381-422
- HELVENSEN, D.v. & ELSNER, N. (1977): The stridulatory movements of acridid grasshoppers recorded with an optoelectronic device. J.Comp.Physiol. 122, 53-64
- HELVENSEN, D.v. (1979): Angeborenes Erkennen akustischer Schlüsselreize. Verh.Dtsch.Zool.Ges. 1979, 42-59

- HELVERSEN, D.v. und O.v. (1983): Species Recognition and Acoustic Localization in Acridid Grasshoppers: A Behavioral Approach. Neuroethology and Behavioral Physiology II.3
- HILL, K.G. (1975): Acoustic communication in the Australian field crickets Teleogryllus commodus and T. oceanicus (Orthoptera: Gryllidae). Ph.D. thesis University of Melbourne
- JACOBS, W. (1949): Über den Weibchengesang bei Feldheuschrecken. Verh. dtsch. zool. Ges. 43, 238-244
- JACOBS, W. (1950): Vergleichende Verhaltensstudien an Feldheuschrecken. Z. Tierpsychol. Bl. 7, Heft 2
- JONES, M.D.R. (1974): The effect of acoustic signals on the chirp rhythm in the bush cricket Pholidoptera griseoaptera. J. Exp. Biol. 61, 345-355
- LATIMER, W. (1980): Song and spacing in Campsocleis glabra (Orthoptera: Tettigoniidae). J. Nat. Hist. 14, 201-213
- LOHER, W. (1957): Untersuchungen über den Aufbau und die Entstehung der Gesänge einiger Feldheuschreckenarten und den Einfluß von Lautzeichen auf das akustische Verhalten. Z. vergl. Physiol. 39, 313-356
- MORRIS, G.K. (1971): Aggression in male conocephaline grasshoppers (Tettigoniidae). Anim. Behav. 19, 132-137
- OTTE, D. (1977): Communication in Orthoptera. In Sebeok, T.A. (ed.), How Animals Communicate. Indiana Univ. Press, Bloomington
- PERDECK, A.C. (1957): The isolating value of specific song patterns in two sibling species of grasshoppers (Chorthippus brunneus Thunberg and Ch. biguttulus L.) Behaviour 12, 1-75
- REGEN, J. (1914): Über die Anlockung des Weibchens von Gryllus campestris L. durch telephonisch übertragene Stridulationslaute des Männchens. Pflügers Arch. ges. Physiol. 155, 193-200
- SCHLEBBE, A. (1973): Diplomarbeit Universität Freiburg
- SHAW, K.C. (1968): An analysis of the phonoresponse of males of the true katydid Pterophylla camellifolia (Fabricius) (Orthoptera: Tettigoniidae). Behaviour, 31, 204-259

- SPOONER, J.D. (1968): Pair-forming acoustic systems of Phaneropterine katydids (Orthoptera, Tettigoniidae). Anim. Behav. 16, 197-212
- THIELE, D. & BAILEY, W.J. (1980): The function of sound in male spacing behaviour in bush-crickets (Tettigoniidae, Orthoptera). Aust. j. Ecol. 5, 275-286
- WALKER, T.J. (1957): Specificity in the responses of female tree crickets (Orthoptera, Gryllidae, Oecanthinae) to calling songs of the males. Ann.entom. Soc.Amer. 50, 626-636
- WEBER, H. (1982): Diplomarbeit Universität Göttingen
- WEIH, A.S. (1951): Untersuchungen über das Wechselsingen (Anaphonie) und über das angeborene Lautschema einiger Feldheuschrecken. Z. Tierpsychol 8, 1-41
- YOUNG, A.J. (1971): Studies on the acoustic behaviour of certain Orthoptera. Anim. Behav. 19, 727-743
- ZIPPELIUS, H.M. (1949): Die Paarungsbiologie einiger Orthopterenarten. Z. Tierpsychol. 6, 372-390

L E B E N S L A U F

In Überlingen am Bodensee wurde ich am 23. Juli 1953
als Kind der Eheleute Hedi und Fritz Ellegast geboren.

Von 1960 bis 1964 besuchte ich die Volksschule und
wechselte anschließend auf das mathematisch-naturwissen-
schaftliche Gymnasium meiner Heimatstadt über. Dieses
verließ ich im Juni 1972 mit dem Abitur.

Bis zum Herbst 1973 folgte die Ableistung des Grundwehr-
dienstes.

Mit dem Wintersemester 1973/74 nahm ich an der Universität
Freiburg das Studium der Biologie und Chemie für das Lehr-
amt an Gymnasien auf. Beendet wurde es im Frühjahr 1979
mit dem 1. Staatsexamen.

Bei Professor Otto von Helversen schrieb ich meine Examens-
arbeit über verhaltensphysiologische Untersuchungen an
Grillenbastarden. Im Anschluß daran begann ich - ebenfalls
bei ihm - mit der vorliegenden Dissertation. Infolge der
Berufung meines Doktorvaters nach Erlangen, setzte ich mei-
ne Arbeit ab 1980 hier am II. Zoologischen Institut fort.
Neben Dissertation und Aufbaustudium half ich vor allem
beim Aufbau der Rechneranlage der Arbeitsgruppe mit.

Im Jahre 1982 heiratete ich.

Im Februar 1983 begann ich die Referendarausbildung für
das Lehramt an Gymnasien.

Rückersdorf, den 15. Juli 1984

Wolfgang Ellegast

